УДК 576.354.4:575.222.73

© Е. В. Грищенко

ЭМБРИОГЕННАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ РАЗВИТИЯ IN VITRO ПЫЛЬЦЫ *BRASSICA NAPUS* (*BRASSICACEAE*)

E. V. GRISCHENKO. EMBRYOGENIC DETERMINATION OF POLLEN DEVELOPMENT OF *BRASSICA NAPUS* (*BRASSICACEAE*) IN VITRO

Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины
Киев
Поступила 13.06.2000

Дан обзор литературных данных по проблеме эмбриогенного развития культивируемых микроспор/пыльцы *Brassica napus*. Рассматривается влияние ряда стрессовых факторов на культуру микроспор и пыльцы в условиях in vitro. Описаны некоторые цитологические и морфологические особенности микроспор/пыльцы, вступающих на эмбриогенный путь развития.

Ключевые слова: эмбриоидогенез, микроспоры, пыльца, *Brassica napus*, стресс, эмбриоиды, гаплоиды.

Гаплоиды, получаемые из микроспор/пыльцы путем индуцирования эмбриогенеза, представляют ценный материал для проведения исследований в области генетики и селекции растений. Гомозиготные диплоиды пыльцевого происхождения, полученные путем «удвоения» хромосом, применяются в селекции ржи, ячменя, картофеля (Матвеева, 1990). Кроме этого, сама по себе эмбриогенная культура микроспор и пыльцы является удобным экспериментальным объектом для фундаментальных исследований, касающихся регенерации в одноклеточных системах. Развитие микроспор, вступающих на эмбриогенный путь развития, и сравнение соматических и зиготических зародышей является предметом биохимических и морфологических исследований. На эмбриоидах, полученных из микроспор и пыльцы, изучают также молекулярные механизмы, специфичные для эмбриоидогенеза.

Продукция гаплоидных растений, инициируемая через культуру пыльника, описана для более чем 240 видов 85 родов и 38 семейств однодольных и двудольных (Бутенко, 1999). Одной из модельных систем, используемых для упомянутых выше исследований, является культура микроспор/пыльцы рода *Brassica*. Возможность эмбриоидогенеза in vitro микроспор/пыльцы сообщается для нескольких сортов *Brassica napus* (Chung, Beversdorf, 1985).

Для направленного изменения гаметофитного способа развития микроспор/пыльцы на эмбриогенный используют различные виды воздействий, среди которых наиболее часто применяют такие, как тепловое воздействие на культуру микроспор и пыльцы, обработка колхицином и др. (Beversdorf et al., 1987).

Первоначально андрогенез у *Brassica napus* инициировался в основном путем воздействия на культуру микроспор/пыльцы высокой температуры. Было установлено, что культивирование микроспор/пыльцы не менее 8 ч при температуре 32 °С является достаточным для индукции эмбриогенного развития. Исследуя данную культуру микроспор/пыльцы, обнаружили транскрипцию генов, кодирующих специфические высокомолекулярные белки. Эти белки были названы «белками теплового шока» (БТШ). Наличие этих белков в микроспорах/пыльце после теплового воздействия, по мнению некоторых авторов, указывает на их связь с процессом эмбриоген-

ной индукции. Предполагается, что «белки теплового шока» могут быть использованы как маркеры для выявления генотипов растений, которые обладают высокой эмбриогенной потенцией (Pehan, Keller, 1988).

У микроспор и пыльцы *Brassica napus* наблюдали присутствие в ядрах HSPs даже после дезинтеграции вакуолей в поздней одноклеточной стадии. При неэмбриогенных условиях культивирования «белки теплового шока» в ядрах не обнаружены (Milarski et al., 1989). Предполагают, что синтез HSPs может быть отчасти связан с увеличением продолжительности S-фазы клеточного цикла, которое часто наблюдается после теплового воздействия (Binarova et al., 1993). Очевидно, существует корреляция между фазой клеточного цикла, процессом инициации эмбриоидогенеза и синтезом белков теплового шока. Однако остается неясным, является ли синтез белков теплового шока ответной реакцией на переживание микроспорами и пыльцой теплового стресса или их синтез специфически связан именно с переходом этих клеток на эмбриогенный путь развития.

Воздействие высокой температуры (или тепловой шок) запускает программу интенсивной генной экспрессии «белков теплового шока» (Cordewener et al., 1995). Большинство данных белков имеют молекулярную массу 70 кДа, предположительно, действуют как молекулярные шапероны при сборке и транспорте внутриклеточных белков и играют важную роль в переживании клетками стрессов (Hendrick, Hartl, 1993). Кроме того, полагают, что белки теплового шока непосредственно функционируют как факторы транскрипции, подобно бактериальным белкам теплового шока, которые участвуют в прикреплении ДНК-хеликазы В к участку инициации репликации либо действуют опосредовано, делая возможной передачу факторов транскрипции к ядрам, как при активации гликокортикоидного рецептора (Pehan et al., 1991).

Обычно после теплового шока, индуцирующего эмбриоидогенез, андрогенные проростки обрабатывали колхицином с целью получения диплоидных растений. В последнее время показана возможность применения исключительно колхицина как для индукции эмбриоидогенеза, так и для диплоидизации эмбриогенных клеток в культуре микроспор/пыльцы. Наблюдалось, что концентрации приблизительно 10 мг/л колхицина при 12—24 ч экспозиции уже достаточно для вступления микроспор и пыльцы на путь эмбриогенного развития (Zhao et al., 1996). Воздействие колхицина на культуру микроспор/пыльцы, как и тепловой шок, приводит к изменению структуры цитоскелета клетки, вследствие чего, например, ядро микроспоры на поздней стадии смещается к центру клетки, вследствие чего и становится возможным симметричный митоз — один из первых признаков эмбриогенного развития (Iobal et al., 1994). Установлено, что механизм действия колхицина выражается в связывании его с α- и β-тубулиновыми димерами микротрубочек, что в конечном итоге приводит к нарушению их полимеризации. Кроме того, само повышение концентрации свободных тубулинов в клетке в результате ингибирования полимеризации микротрубочек нарушает синтез новых α- и β-тубулинов.

В настоящее время проводятся детальные исследования возможности использования динитроанилиновых и фосфорамидных гербицидов (которые, подобно колхицину, нарушают генетически детерминированное функционирование микротрубочек растений) для одновременной индукции эмбриогенеза и диплоидизации. Эти гербициды более предпочтительны, чем колхицин, вследствие их большего сродства с растительным тубулином и меньшей токсичности.

Важнейшим условием успешной индукции эмбриогенного развития является отбор для культивирования микроспор/пыльцы только определенной стадии развития (Zaki, Dickinson, 1991). Долгое время считали, что инициация эмбриогенного развития возможна только в поздних одноклеточных микроспорах и ранней двухклеточной пыльце, однако, в настоящее время показана также возможность индукции эмбриоидогенеза пыльцы и на поздней 2-клеточной стадии (Telmer et al., 1992).

Характерным признаком изменения способа развития поздних одноядерных микроспор от гаметофитного к спорофитному является первый симметричный митоз клеток, а не асимметричный. В случае двухклеточной пыльцы эмбриогенез иниции-

руется путем вступления в клеточный цикл вегетативной клетки, задержанной на G_1-фазе (Binarova et al., 1997). При этом в микроспорах и пыльце наблюдаются изменения в конфигурации цитоскелета, синтезе и локализации «белков теплового шока».

Исследование цитоскелета в процессе инициации эмбриоидогенеза показало, что в поздних микроспорах, характеризующихся присутствием крупной центральной вакуоли и ядром в латеральном положении, к симметричному делению клеток ведут 2 пути. В 1 случае, в течение первых 12 ч культивирования поздних 1-клеточных микроспор при 32 °С ядро клетки сохраняет свое периферическое положение, но при этом плоскость деления меняется. Поворот плоскости деления (изменение ориентации митотического веретена) обычно наблюдается после первых 6—8 ч культивирования. Данные процессы, в конечном итоге, приводят к симметричному делению клеток и соответственно к началу эмбриогенного развития. Во 2 случае, после 12-часового культивирования поздних одноклеточных микроспор при 32 °С, митоз инициируется, когда ядро смещается от оболочки к центру микроспоры. Ранее центральная вакуоль и микротрубочки удерживали ядро в ацентрическом положении, вблизи клеточной мембраны. Исчезновение центральной вакуоли и нарушение синтеза микротрубочек, индуцированное, вероятно, высокой температурой, является причиной миграции ядра к центру клетки. В дальнейшем митоз также приводит к образованию 2 равных клеток и впоследствии к эмбриогенному развитию (рис. 1).

Возможен также и третий способ развития эмбриоидов, который инициируется в ранней 2-клеточной пыльце. В этом случае, после 24 ч культивирования пыльцы происходит деление ядра вегетативной клетки, что не наблюдается в случае гаметофитного развития. Генеративная клетка при этом оказывается блокированной возле интины и, как правило, в митоз больше не вступает. Блокировка генеративной клетки, вероятно, вызвана нарушением типичного функционирования микротрубочек вегетативной клетки, расположенных перпендикулярно клеточной стенке генеративной клетки. Предполагается, что в 2-клеточной пыльце in vivo данные микротрубочки вовлекаются в перемещение генеративной клетки к центру микроспоры (Zaki, Dickinson, 1990). Таким образом, деление ядра вегетативной клетки указывает на начало ее эмбриогенного развития.

В случае успешной индукции эмбриоидогенеза в поздней 2-клеточной пыльце происходит деление вегетативной клетки, генеративная клетка, как правило, не делится (Hause et al., 1993).

Все вышеперечисленные возможные способы эмбриогенного развития микроспор/пыльцы связаны с первым симметричным или близким к симметричному делением клетки.

При 1 эмбриогенном способе развития изменение полярности в клетке, вызванное индукционным воздействием, обусловливает новую ориентацию веретена деления, что приводит к симметричному делению клеток, хотя ядро сохраняет свое первоначальное латеральное положение в клетке. В случае 2-го эмбриогенного способа развития микроспор/пыльцы наблюдается исчезновение полярности, которое вызывает миграцию ядра к центру клетки еще до митоза. Деление вегетативной клетки в случае 3-го эмбриогенного способа развития может рассматриваться как результат дифференциации, поскольку вегетативная клетка восстанавливает свою способность к делению, а не выполняет свою типичную функцию формирования пыльцевой трубки. Таким образом, изменения в функционировании микротрубочек приводят к нарушению полярности в клетке, что предшествует переходу микроспор/пыльцы на эмбриогенный путь развития. Препрофазные «пояски» микротрубочек формируются в медиальной области микроспор только при индукции эмбриоидогенеза (Hause et al., 1992). Микротрубочки играют, вероятно, существенную роль в процессе изменения способа развития микроспор и пыльцы с гаметофитного на спорогенный.

Получение высокого процента выхода эмбриоидов на основе культивирования микроспор/пыльцы, зависит от многих факторов, включая высокий уровень жизнеспособности донорных растений, состав питательной среды, точное определение

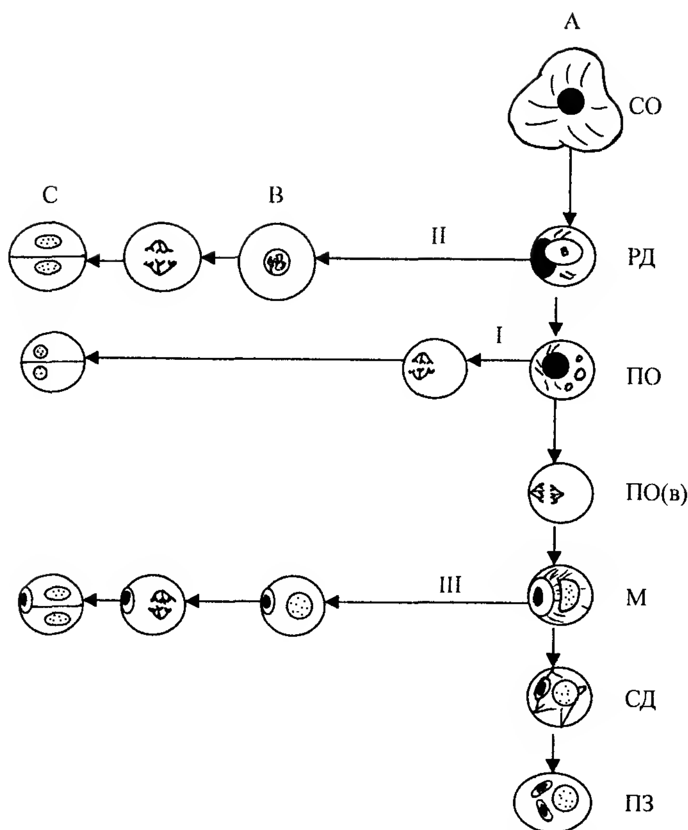


Рис. 1. Схематическое представление развития микроспор/пыльцы *Brassica napus* in vivo и в условиях эмбриогенеза in vitro.

Характеристика изменений микротрубочек цитоскелета и локализации ядер при развитии микроспор/пыльцы in vivo (А), в условиях культивирования микроспор/пыльцы при 32 °С (В) и после 24 ч культивирования эмбриоидов (С). I — первый способ раннего развития эмбриоидов, II — второй способ раннего развития эмбриоидов, III — третий способ раннего развития эмбриоидов. СО — средняя 1-клеточная стадия, ПО(в) — поздняя 1-клеточная вакуолярная стадия, ПО — поздняя 1-клеточная стадия, М — митоз, РД — ранняя 2-клеточная стадия, СД — средняя 2-клеточная стадия, ПЗ — пыльцевое зерно, в — вакуоль.

стадии развития микроспор/пыльцы. Однако даже после успешной индукции эмбриогенных делений молодые многоклеточные эмбриоидные структуры могут далее не развиваться и дегенерировать (Custers et al., 1994). Это приводит к значительной гетерогенности культур. Вследствие такой гетерогенности материала, исследование белкового синтеза и генной экспрессии в течение культивирования микроспор/пыльцы усложняется, а иногда становится и невозможным. Таким образом, возникла необходимость изоляции жизнеспособных эмбриоидов из суспензии культивируемых микроспор/пыльцы. Однако для того чтобы получить чистые фракции эмбриоидов, прежде всего необходимо знать морфологические и цитологические особенности молодых многоклеточных структур.

G. Hause и H. Hahn (1998) изучали ультраструктуру 3-дневных 1-клеточных и многоклеточных структур, берущих начало от микроспор/пыльцы. Данная стадия развития микроспор/пыльцы наиболее интересна для исследований, так как, по мнению многих авторов, процесс перехода микроспор/пыльцы на эмбриогенный путь развития происходит в основном между 3 и 4 днями в оптимальных условиях культивирования (Hause, Hant, 1996).

Исследованные структуры были разделены на 6 групп, отличающихся по размерам клетки, строению клеточной стенки, структуре и распределению органелл, степени

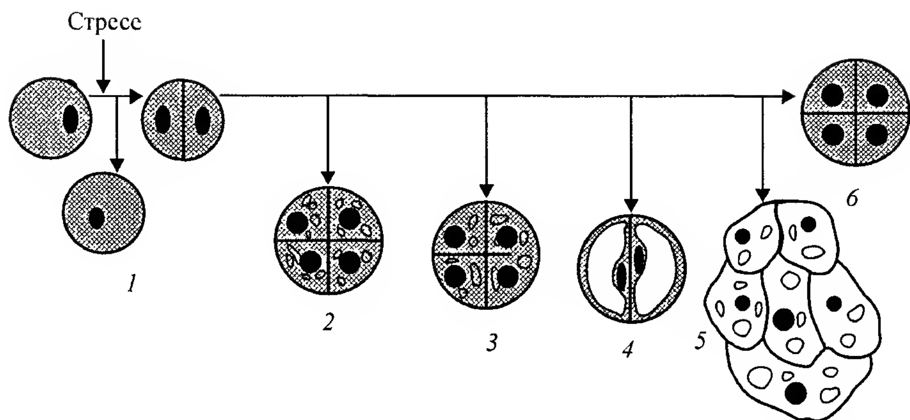


Рис. 2. Пути развития многоклеточных структур производных от микроспор на третий день культивирования после стрессового воздействия.

1 — микроспоры/пыльца с отсутствием митотической активности; *2—5* — многоклеточные структуры, образующиеся под воздействием стресса, но впоследствии дегенерирующие; *6* — реальные эмбриоиды.

вакуолизации (рис. 2). Было установлено, что только одна из этих 6 групп дает начало реальным эмбриоидам. Как указывают авторы, данные группы могут быть легко выявлены методами световой и электронной микроскопии, а характеристика этих групп может служить удобным критерием для обнаружения развивающихся эмбриоидов.

Первая группа — это микроспоры/пыльца с неповрежденной пыльцевой оболочкой, цитоплазма которых содержит митохондрии, большое число амилопластов и другие органеллы. Митотическая активность данных микроспор/пыльцы отсутствует.

Ко второй группе относятся молодые многоклеточные структуры, почти полностью покрытые пыльцевой оболочкой. Цитоплазма их клеток содержит многочисленные вакуоли различных размеров. Клетки данной структуры разделены клеточными стенками, содержащими плазмодесмы.

Третья группа — это многоклеточные структуры, клетки которых имеют несколько крупных вакуолей, цитоплазма клеток гетерогенная. Некоторые клетки имеют первичные признаки дегенерации. Клеточные стенки фибриллярной структуры и почти не содержат плазмодесм. Часто клеточные стенки неполные и не контактируют с интиной. В некоторых случаях незаконченный синтез клеточной оболочки приводит к цитомиксису.

Четвертая группа — 2—4-клеточные образования. Пыльцевая оболочка частично разрушена и покрывает только некоторые клетки. Цитоплазма обнаруживается только на периферии клеток и содержит амилопласты, митохондрии, диктиосомы, эндоплазматический ретикулум. Данные клетки содержат сплющенное ядро и крупные вакуоли. Плазмодесмы в стенках не выявлены.

Пятая группа — каллусоподобные многоклеточные комплексы с разрушенной пыльцевой оболочкой. Для ряда клеток данной структуры характерны большой объем, отсутствие клеточной стенки и наличие вакуолей различного размера. Некоторые клетки покрыты пыльцевой оболочкой и не показывают явных признаков дегенерации. Плазмодесмы отсутствуют.

К шестой группе относятся многоклеточные структуры, полностью покрытые первичной пыльцевой оболочкой. Цитоплазма данных клеток плотная и содержит только небольшие вакуоли. Среди клеточных органелл наиболее многочисленными являются элементы эндоплазматического ретикулума. Клеточные стенки фибриллярной структуры и содержат много плазмодесм. Данные многоклеточные структуры и есть реальные эмбриоиды. Окончательным доказательством этого было раздельное культивирование каждой из вышеперечисленных 6 групп, при котором растения развивались только из структур 6 группы.

Таким образом, авторы полагают, что следующие цитологические признаки свидетельствуют о начале эмбриогенного развития микроспор: слабая вакуолизация цитоплазмы, наличие развитого эндоплазматического ретикулума и раннее разрушение пыльцевой оболочки. Кроме того, для эмбриогенных клеток характерно наличие в стенках плазмодесм. Полученные результаты согласуются с наблюдениями M. Zaki и H. Dickinson, исследовавших пяти- и восьмидневные эмбриогенные культуры микроспор/пыльцы, которые также обнаружили наличие плазмодесм в клеточных стенках и высокую аккумуляцию эндоплазматического ретикулума в цитоплазме эмбриогенных клеток.

T. Nitta и Y. Takahata, используя сканирующую электронную микроскопию, исследовали морфологические особенности микроспор/пыльцы, вступающих на эмбриогенный путь развития. Данными авторами было показано, что изолированные из 3—4-мм бутонов микроспоры имеют приблизительно 20 мкм в диам. и покрыты экзиной, содержащей спорополленин. Все культивируемые микроспоры, т. е. эмбриогенные и неэмбриогенные, первоначально имели одинаковые морфологические признаки. Однако после 24 ч культивирования бóльшая часть микроспор/пыльцы увеличивалась в диам. до 30 мкм и только 25 % из них формировали эмбриоиды 2 различных морфологических типов. 1-й тип характеризуется появлением клеточной массы и увеличением ее объема с внешней стороны вокруг каждой из трех аппертур. При этом общая площадь пыльцевой оболочки и ее внешняя ретикулярная структура не изменяются. Впоследствии, после 5 дней культивирования, дальнейшее развитие эмбриоида продолжается только около одной из апертур прорастания, что приводит к увеличению клеточного агрегата до 40—50 мкм в диам.

2 морфологический тип микроспор характеризуется увеличением объема многоклеточной структуры равномерно по всей поверхности, при этом ретикулярная структура экзины разрушается. После 5 дней культивирования объем морфогенной структуры данного типа также увеличивается до 40—50 мкм в диам., и экзина при этом еще остается на некоторых участках образовавшихся эмбриоидов (Nitta et al., 1997). Из всех 25 % исследуемых микроспор 2/3 обнаруживают 1-й морфогенный тип развития. Как известно, экзина пыльцы содержит спорополленин, характеризующийся устойчивостью к физическим и химическим воздействиям. Вследствие этого предполагается, что экзина может быть механическим фактором, определяющим 1-й или 2-й морфогенный тип развития эмбриоидов.

Эмбриоиды, как было установлено, более предпочтительно начинают свое развитие в области апертуры, т. е. там, где экзина практически отсутствует, как это обнаруживается при 1 типе развития микроспор. У микроспор/пыльцы, развитие которых соответствует 2 морфологическому типу, экзина, вероятно, менее развита, чем у микроспор 1-го типа, вследствие, предположительно, меньшего содержания спорополленина. Как сообщалось, стадии развития микроспор/пыльцы, на которых возможна эмбриогенная индукция, находятся в пределах от поздней 1-клеточной до 2-клеточной стадии. Количество спорополленина в экзине может быть неодинаковым в зависимости от того, на какой из указанных выше стадий развития находятся микроспоры. Кроме того, содержание спорополленина в экзине может быть также различным при одной и той же стадии развития микроспор/пыльцы, но при разном их месторасположении в пределах пыльцевого гнезда (Takahata, Keller, 1991).

Таким образом, эмбриогенные структуры на начальных этапах развития микроспор/пыльцы могут соответствовать 1 из 2 вышеперечисленных типов развития, однако впоследствии, после глобулярной стадии, существенных отличий в морфологии эмбриоидов не наблюдается. Так как две трети исследованных микроспор/пыльцы прекращают свое развитие, можно предположить, что плотная экзина с большим количеством спорополленина на поверхности многих развивающихся микроспор является причиной прекращения эмбриоидогенного развития.

На структурном и биохимическом уровнях изменение полярности эмбриоидов происходит путем особого распределения органелл в клетке или распределения различных соединений в пределах клетки или многоклеточной структуры. Одними

из важнейших компонентов, участвующих в инициации процессов роста и развития эмбриоидов растений является Ca^{2+}, Са-зависимый белок кальмодулин и крахмал (Medvedev, 1994). Полярное распределение Ca^{2+} и кальмодулина обнаружено при развитии эмбриоидов кукурузы и моркови (Overvoorde, Grimes, 1994). Установлено также, что в пластидах микроспор/пыльцы ряда крестоцветных аккумулируется большое количество крахмала.

Исследуя эмбриогенное развитие микроспор/пыльцы *Brassica napus* было обнаружено отсутствие полярного распределения в клетках кальция и кальмодулина (De Vong et al., 1993). С другой стороны, наблюдался интенсивный синтез крахмала и его специфическое распределение в клетках эмбриоида. Синтез крахмала в клетках эмбриоида свидетельствует об интенсивности углеводного обмена. Предполагают, что существует корреляция между увеличением экспрессии гена, кодирующего фермент ADP-глюкозопирофосфорилазу, участвующего в синтезе крахмала и отсутствием митоза в некоторых клетках развивающегося эмбриоида. Установление полярности глобулярного эмбриоида, как полагают, инициируется в момент разрыва пыльцевой оболочки. При этом интенсивность метаболизма клеток в зоне разрыва увеличивается, тогда как снижение интенсивности метаболизма в противоположном к разрыву участке приводит к накоплению в нем зерен крахмала (Hauser et al., 1994). Таким образом, полярность глобулярного эмбриоида, вероятно, определяет механический разрыв пыльцевой стенки. Однако остается неясным, является ли разрыв пыльцевой стенки случайным или он сопряжен с иными процессами, происходящими в период эмбриоидогенеза.

Не так давно появилось сообщение Boutilier и Treacy, исследовавших генную экспрессию в эмбриогенной культуре *Brassica napus*. Они обнаружили 2 класса генов. 1-й класс включает в себя гены, которые экспрессируются как во время развития микроспор/пыльцы in vivo, так и при развитии эмбриоидов в культуре. Это гены Bnm1. Ко 2 классу относятся гены, экспрессия которых активируется только в эмбриоидогенной культуре in vitro (семейство генов Bnm NAP, BnEMB1 и BnEMB2). Этот класс генов экспрессируется также в течение раннего развития зиготических зародышей. Приведенные данные свидетельствуют о том, что инициация эмбриоидогенеза происходит в результате экспрессии второго класса генов, синтезируемых при развитии эмбриоидов in vitro.

Таким образом, эмбриогенная детерминация развития микроспор исследуется на всех возможных уровнях ее структурно-функциональной организации, начиная с уровня генной регуляции и заканчивая морфологическим уровнем. Наряду с продолжающимися морфологическими и цитологическими исследованиями андрогенеза, все больше внимания уделяется молекулярно-генетическим аспектам спорогенного развития эмбриоидов in vitro. Особый интерес, с нашей точки зрения, представляют исследования белков теплового шока, синтез которых сопровождает процесс индукции эмбриоидов. Однако до сих пор остается неясным, является ли такой синтез реакцией микроспор и пыльцы на гипертермическое действие или он является необходимым звеном в системе детерминации перехода клеток на эмбриогенный путь развития.

Несомненный интерес и актуальность представляют исследования направленного изменения гаметофитного способа развития микроспор/пыльцы на эмбриогенный путем использования различных видов воздействия, среди которых наиболее перспективным является применение гербицидов, являющихся более предпочтительными, чем колхицин, вследствие их большего сродства к растительному тубулину и меньшей токсичности для растений.

Важным обстоятельством в исследовании эмбриогенной детерминации представляется возможность изоляции жизнеспособных эмбриоидов из суспензии культивируемых микроспор/пыльцы, обладающих специфическими цитологическими признаками, свидетельствующими о начале эмбриогенного развития микроспор. Очевидно, что существенную роль в процессе изменения способа развития микроспор и пыльцы с гаметофитного на спорогенный играют микротрубочки, определяющие особенности

вакуолизации цитоплазмы и высокую степень развития эндоплазматического ретикулума. В конечном итоге вышеназванные обстоятельства определяют наличие полярности в тканях развивающегося эмбриоида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бутенко Р. Г. Биология клеток высших растений in vitro и биотехнология на их основе // ФБК-ПРЕСС. Москва, 1999. 160 с.

Матвеева Н. П. Эмбриогеология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии / Под ред. И. П. Ермакова. М., 1990. С. 335—370.

Binarova P., Hause G., Cenklova V., Cordewener J. H. G. A short severe heat-shock is reguired to induce embryogenesis in late bicellular pollen of *Brassica napus* L. // Sex Plant Reprod. 1997. Vol. 10. P. 200—208.

Binarova P., Straatman K., Hause B., Hause G., Van Lammeren A. A. M. Nuclear DNA synthesis during the induction of embryogenesis in cultured microspores and pollen of *Brassica napus* L. // Teor. Appl. Genet. 1993. Vol. 87. P. 9—16.

Beversdorf W. D., Charne D. G., Chuong P. V., Kott L. S., Polsoni L. The utilization of microspore culture and microspore-derived doubled-haploids in a rapeseed (*Brassica napus*) breeding program // 7th int. rapeseed congr. (Poznan, May 11—14, 1987). Poznan, 1987. C. 13—20.

Chung P. V., Beversdorf W. D. High frequency embryogenesis through isolated microspore culture in *Brassica napus* L. and *B. carinata* // Braun. Plant. Sci. 1985. Vol. 39. P. 219—226.

Cordewener J. H. G., Hause G., Gorgen E., Busink R., Hause B. Changes in sinthesis and lokalization of members of the 70k-Da class jf heat-shock proteins accompany the induction of embryogenesis in *Brassica napus* L. microspore // Planta. 1995. Vol. 196. P. 747—755.

Custers J. B. M., Cordewener J. H. G., Nollen Y., Dons H. J. M., Van Lookeren Compagne M. M. Temperature controls both gametophytic and sporophytic development in microspore cultures of *Brassica napus* L. // Plant Cell Rep. 1994. Vol. 13. P. 267—271.

De Vong A. J., Schmidt T. D., De Vries S. C. Early events in higher plant embryogenesis // Plant Mol. Biol. 1993. Vol. 22. P. 367—377.

Hause G., Hant H. Induction of embryogenesis in microspore and pollen of *Brassica napus* cv. *Topas* // PhD thesis. Agricultural University, Wageningen, 1996.

Hause G., Hause P., Pehan P., Van Lammeren A. A. M. Cytoskeleton changes and induction of embryogenesis in microspore and pollen cultures of *Brassica napus* L. // Cell Biology Inter. 1993. Vol. 17. P. 153—166.

Hause G., Hant H. Cytological characterization of multicellular structures in embryogenic microspore cultures of *Brassica napus* L. // Bot. Acta. 1998. Vol. 111. P. 204—211.

Hause G., Hause P., Van Lammeren A. A. M. Microtubular and actin filament configurations during microspore and pollen development in *Brassica napus* cv. *Topas* // Can. J. Bot. 1992. Vol. 70. P. 1369—1376.

Hauser B., van Veehendal W. L. H., Hause G., Van Lammeren A. A. M. Expression of polariti during early development of microspore-derived and zygotic embryos of *Brassica napus* L. cv. *Topas* // Botanica Acta. 1994. Vol. 107. P. 369—372.

Hendrick J. P., Hartl F. U. Molecular chaperone functions of heat-shock proteins // Annu. Rev. Biochem. 1993. Vol. 62. P. 349—384.

Iobal M. C. M., Mollers C., Robbelen G. Increased embryogenesis after colchicine treatment of microspores cultures of *Brassica napus* L. // J. Plant Physiol. 1994. Vol. 143. P. 222—226.

Medvedev S. S. The nature of polarity in plants. // Biologija. 1994. Vol. 3. P. 99—106.

Nitta T., Takahata Y., Kaizuma. Scaning electron microspore embryogenesis in *Brassica* spp. // Plant Cell Rep. 1997. Vol. 16. P. 406—410.

Milarski K. L., Welch W. J., Morimoto R. I. Cell cycle-dependent association of HSP 70 with specific cellular proteins // J. Cell Biol. 1989. Vol. 108. P. 413—423.

Overvoorde P. J., Grimes H. D. The role of calcium and calmodulin in carrot somatic embryogenesis // Plant Cell Phisiol. 1994. Vol. 35. P. 135—144.

Pehan P., Bartels P., Brown D. C., Schell J. Messenger-RNA and proteins changes associated with induction of *Brassica* microspores embryogenesis // Planta. 1991. Vol. 184. P. 161—165.

Pehan P., Keller W. A. Identification of potentially embryogenic microspore in *Brassica napus* // Phisiol. Plant. 1988. Vol. 74. P. 377—384.

Takahata Y., Keller W. A. High frequency embryogenesis and plant regeneration in isolated microspore culture of *Brassica oleracea* L. // Plant Sci. 1991. Vol. 74. P. 235—242.

Telmer C. A., Simmonds D., Newcomb W. Determination of developmental stage to obtain high frequenciens of embryogenic microspores in *Brassica napus* L. // Sex Plant Reprod. 1992. Vol. 84. P. 417—424.

Zaki M. A. M., Dickinson H. G. Microspore- derived embryos in *Brassica*: the significance of division symmetry in pollen mitosis 1 to embryogenic development // Sex Plant Reprod. 1991. Vol. 4. P. 48—55.

Zaki M. A. M., Dickinson H. G. Structural changes during the first divisions of embryos resulting from anther and free microspore culture in *Brassica napus* // Protoplasma. 1990. Vol. 156. P. 149—162.

Zhao J., Simmonds D., Newcomb W. High frequency production of doubled haploid plants of *Brassica napus* cv. *Topas* derived from colhicine-indused microspores embryogenesis without heat-shock // Plant Cell Rep. 1996. Vol. 15. P. 668—671.

SUMMARY

Data of literature concerning problems of the embryogenesis in microspore/pollen cultures of *Brassica* are reviewed. The effect of some stress factors on the microspore/pollen cultures in vitro is examined. Some cytological and morphological peculiarities of microspores/pollen entering the embryogenic pathway of development are described.

УДК 581.526.323.2

© И. С. Трифонова, А. Л. Афанасьева, О. А. Павлова

ВИДОВОЙ СОСТАВ И БИОМАССА ФИТОПЛАНКТОНА ПРИТОКОВ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА И РЕКИ НЕВЫ

I. S. TRIFONOVA, A. L. AFANASYEVA, O. A. PAVLOVA. PHYTOPLANKTON SPECIES COMPOSITION AND BIOMASS IN THE LADOGA LAKE TRIBUTARIES AND THE NEVA RIVER

Институт озероведения РАН
Санкт-Петербург
Поступила 27.06.2000

Приводится сравнительный анализ видового состава, численности массовых видов и структуры биомассы фитопланктона 13 притоков Ладожского оз. и р. Невы по материалам летне-осенних исследований 1995—1998 гг. Оценивается трофическое состояние исследованных рек и их влияние на формирование фитопланктона р. Невы.
Ключевые слова: фитопланктон, притоки Ладоги, видовой состав.

В связи с мониторингом состояния водной системы Ладожское оз.—р. Нева—Невская губа—Финский залив большой интерес представляет изучение влияния притоков Ладоги на формирование фитопланктона озера и р. Невы. Альгофлора Ладожского оз. и р. Невы изучается с начала XX в. (Скориков, 1904; Балахонцев, 1909; Давыдова, Петрова, 1968; Раскина, 1968; Антропогенное..., 1982; Петрова, 1996; и др.). В то же время фитопланктон притоков до сих пор изучен слабо. В фундаментальной работе Е. Н. Балахонцева (1909) имеются только немногочисленные данные о видовом составе фитопланктона Свири, Волхова, Паши и Морье. Подробная характеристика видового состава водорослей Свири приводится в статье Л. А. Красноперовой (1968). В ряде последующих работ содержатся данные о составе массовых видов и биомассе фитопланктона Вуоксы (Никулина, 1976; Трифонова, 1995), Волхова и Свири (Обзор..., 1978—1983).

Задача наших исследований — изучить видовой состав и уровень развития фитопланктона основных притоков Ладоги, оценить их экологическое состояние и выявить, какие из притоков оказывают наибольшее влияние на фитопланктон Невы.

Характеристика исследованных рек

Условия формирования речного стока значительно отличаются для рек, впадающих в озеро с севера и с юга, что обусловлено различным геоморфологическим строением территорий водосборов, составом слагающих пород, степенью заболоченности и уровнем антропогенного воздействия. Общими чертами химического состава воды рек бассейна Ладожского оз. в их природно-чистом состоянии были невысокая минерализация воды, гидрокарбонатно-кальциевый состав, высокое содержание растворенного органического вещества и кремния, постоянное присутствие закисного железа и низкое содержание биогенных элементов, прежде всего минерального фосфора (Соловьева, 1967).

Наиболее низкой минерализацией (15—45 мг/л) отличаются реки северной и северо-восточной части бассейна Ладожского оз. — Янис, Уксун, Тулема, Тулокса, Видлица. Для них характерна слабокислая реакция воды, pH всегда ниже 7, и повышенная цветность (100—350 град.), что связано с большей заболоченностью водосборов. Максимальная цветность и наиболее низкие величины pH отмечаются в р. Тулоксе с наиболее заболоченным водосбором. Водосборы южных и юго-восточных притоков — Паши, Ояти, Сяси и Волхова — сложены осадочными породами. Минерализация воды в них значительно выше, чем в северных реках (52—150 мг/л), pH в пределах 6—7, а в Сяси, Волхове и Неве — до 7.4—7.8.

В 1970—1980 гг. поступление биогенов с речным стоком возросло почти втрое по сравнению с 1960-ми гг. (Расплетина, 1982). Более всего возросла концентрация фосфора в Волхове, Сяси (до 90—150 мкг/л) и в некоторых реках восточного побережья с наиболее освоенным водосбором, прежде всего в Олонке и Тулоксе (58—90 мкг/л). В двух наиболее крупных реках (Свири и Бурной) также отмечалось увеличение содержания общего фосфора (до 36 мкг/л). Содержание биогенных элементов в притоках северного и северо-восточного побережья, менее подверженных антропогенному воздействию (Мийнола, Уксун, Тулема), сохранилось на уровне 1960-х гг. (15—24 мкг/л).

Материал и методы

Исследования проводили в июле и сентябре 1995 г. на 8, а в остальные годы — на 13 притоках Ладожского оз. Количественные и качественные пробы были отобраны в устье наиболее крупных рек — Бурной, Свири, Волхова, составляющих 80% общего притока в озеро, а также в реках Янис, Мийнола, Уксун, Тулема, Видлица, Тулокса, Оять, Янис, Олонка, Паша, Сясь и в истоке р. Невы (рис. 1).

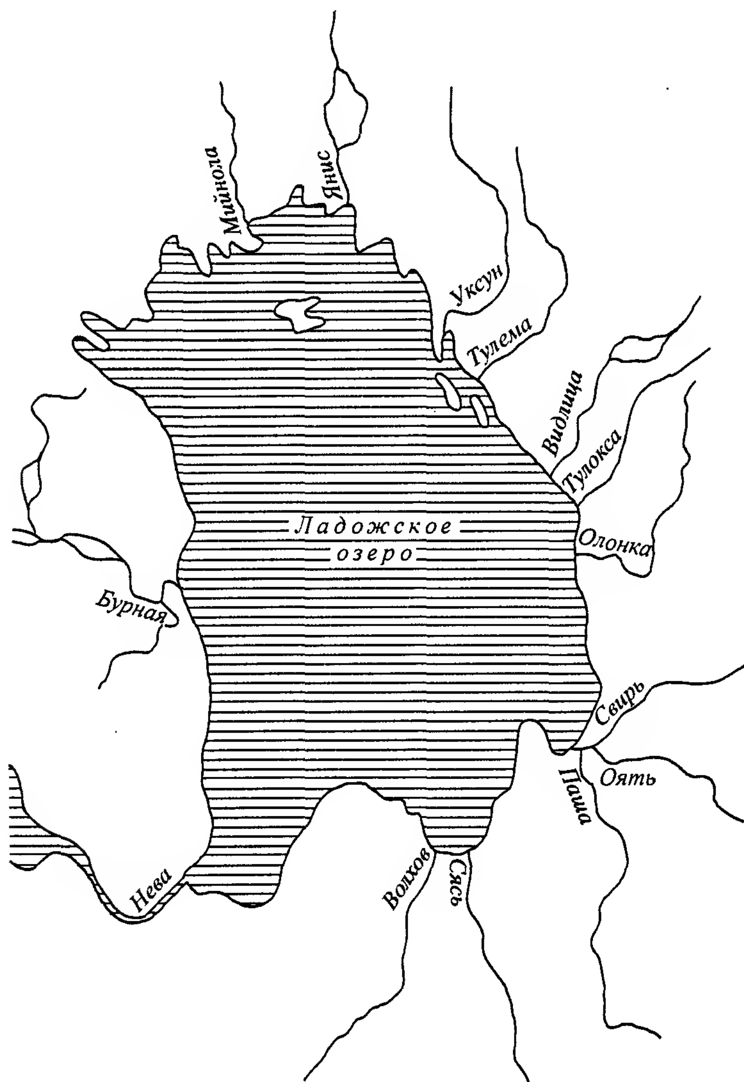


Рис. 1. Карта-схема основных притоков Ладожского оз.

Количественные пробы фитопланктона объемом 1 л отбирали во всех притоках из поверхностного горизонта простым зачерпыванием, а качественные — сетью Апштейна из газа № 73. Пробы фиксировали раствором Люголя, концентрировали отстойным методом и просчитывали в камере Нажотта объемом 0.05 мл (Гусева, 1959) с использованием микроскопов «Эргавал» и МБИ-3. Биомассу вычисляли общепринятым способом по объемам водорослей (Гусева, 1959). Обработку диатомовых водорослей проводили по методу холодного сжигания хромовой смесью (Балонов, 1975). Центрические диатомеи определяли как с помощью светового, так и электронного микроскопа JSM-25. При определении водорослей использовали наиболее современные определители и таксономические разработки (Starmach, 1980; Komárek, Fott, 1983; Komárek, Anagnostidis, 1986; Anagnostidis, Komárek, 1988; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Диатомовые..., 1992; Komárková-Legnerová, Eloranta, 1992; и др.). Полный систематический список обнаруженных водорослей приводится в отдельной работе (Трифонова и др., 2001). При анализе сходства видового состава фитопланктона рек использовали кластеризацию методом ближайшего соседа с использованием индексов Съёренсена (STATISTICA..., 1995).

Результаты и обсуждение

В фитопланктоне исследованных рек обнаружено 435 видов (470 таксонов рангом ниже рода) водорослей. Наиболее разнообразны *Bacillariophyta* — 163 вида (42 %), *Chlorophyta* — 146 (30 %), *Cyanophyta* — 38 (8 %) и *Chrysophyta* — 31 вид (7 %). Остальные отделы представлены значительно меньшим числом видов (табл. 1).

Среди диатомовых во всех реках по числу видов преобладают водоросли из класса пеннатных. Большинство из них случайно-планктонные виды, бентосные и обрастатели. Наибольшей видовой насыщенностью характеризуются такие роды, как *Fragilaria*, *Navicula*, *Achnanthes*, *Eunotia* — по 14 видов, *Cyclotella* — 12, *Stephanodiscus* и *Nitzschia* — по 10, *Aulacosira* — 8 видов. Центрические диатомовые, преимущественно истинно-планктонные виды, наиболее разнообразны в крупных реках (Бурной, Свири, Волхове, Сяси и Неве). Благодаря использованию электронного микроскопа удалось значительно расширить список центрических диатомей. Помимо наиболее массовых видов (табл. 2) в Волхове встречены *Thalassiosira bramaputrae* (Ehr.) Hakansson и *T. weissflogii* (Grun.) Fryxel et Hasle; в Волхове и Сяси — *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge; в Волхове, Тулеме и Тулоксе — *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg. Кроме того, в разных реках отмечены *Cyclotella atomus* Hust., *C. comensis* Grun., *C. tripartita* Hakansson, *C. vorticosa* A. Berg., *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerm., *S. makarovae* Genkal, *S. subtranssilvanicus* Gasse, *S. triporus* Genkal et Kuzmin. Все эти виды найдены и в Неве. В северных и северо-восточных притоках помимо массовых видов рода *Aulacosira* (табл. 2) найдены *A. distans* var. *nivalis* (W. Smith) Haworth, *A. lirata* (Ehr.) Ross, *A. tenella* (Nygaard) Simonsen и *A. valida* (Grun.) Krammer. Многие из перечисленных центрических диатомей впервые приводятся для района исследований.

Среди зеленых в большинстве рек преобладают хлорококковые водоросли и только в р. Янис — десмидиевые. Наибольшим числом видов характеризуются роды *Closterium* и *Scenedesmus* — по 16 видов, *Cosmarium* — 10, *Monoraphidium* и *Pediastrum* — по 6, *Oocystys* — 4 вида. Помимо массовых видов (табл. 2) широко распространены *Ankyra judayi* (G. M. Smith) Fott, *Coenococcus planctonicus* Korsch., *Didymocystis planctonica* Korsch., *Monoraphidium arcuatum* (Korsch.) Hind., *Oocystis borgei* Snow, *O. solitaria* Wittr., *Scenedesmus acuminatus* (Lag.) Chod., *Tetraedron triangulare* (Chod.) Kom., *Closterium aciculare* N. West, *C. moniliferum* (Bory) Ehr., *Cosmarium botrytis* Menegh., *C. depressum* (Näg.) Lund, *Mougeotia elegantula* Wittr., *Staurastrum gracile* Ralfs.

Из синезеленых водорослей, наиболее разнообразных в фитопланктоне крупных рек (Невы, Бурной, Волхова и Свири), по числу видов преобладает род *Anabaena* —

ТАБЛИЦА 1

Число видов в фитопланктоне притоков Ладожского оз. и р. Невы

Таксоны	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	Всего
Cyanophyta	21	5	19	2	5	15	9	20	20	15	9	11	21	27	38
Euglenophyta	5	3	1	4	2	6	8	7	7	7	3	4	6	4	19
Dinophyta	8	1	7	3	4	2	6	4	2	2	2	7	2	9	17
Cryptophyta	6	6	4	6	5	8	7	7	6	7	6	9	5	9	11
Chrysophyta	15	4	7	9	16	5	6	11	14	9	10	11	5	11	31
Raphidophyta	—	—	—	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	1
Xanthophyta	1	1	—	—	—	1	1	—	2	—	—	3	4	1	8
Bacillariophyta	47	29	41	44	52	55	49	54	73	48	39	56	68	59	163
Centrophyceae	26	7	16	9	14	16	15	15	24	13	13	19	22	26	39
Pennatophyceae	21	21	25	35	38	39	34	39	49	35	26	37	46	33	124
Chlorophyta	45	17	34	16	33	51	38	50	47	39	28	43	56	61	146
Volvocales	2	1	3	—	1	2	1	2	3	3	3	2	3	3	7
Chlorococcales	30	3	18	13	21	39	23	35	33	26	19	30	42	36	83
Desmidiales	11	11	9	3	8	9	10	10	8	9	6	10	5	16	48
Rhodophyta	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Всего	148	66	113	86	119	145	125	154	171	127	97	144	167	181	435

Примечание к табл. 1, 2. Реки: *1* — Бурная, *2* — Мийнола, *3* — Янис, *4* — Уксун, *5* — Тулема, *6* — Видлица, *7* — Тулокса, *8* — Олонка, *9* — Свирь, *10* — Оять, *11* — Паша, *12* — Сясь, *13* — Волхов, *14* — Нева.

6 видов. Менее разнообразны роды *Merismopedia* — 4 вида, *Chroococcus* и *Microcystis* — по 3 вида, *Aphanocapsa*, *Aphanothece*, *Phormidium* и *Woronichinia* — по 2 вида. Кроме массовых видов синезеленых (табл. 2), наиболее часто встречаются *Anabaena lemmermannii* P. Richt., *A. solitaria* Kleb., *A. spiroides* Kleb., *Chroococcus minutus* (Kütz.) Näg, *C. turgidis* (Kütz.) Näg., *Merismopedia punctata* Meyen, *Woronichinia compacta* (Lemm.) Kom. et Kom.-Legn. Наименее разнообразны синезеленые в северных реках Мийнола, Уксун, Тулема и в р. Паше.

Наибольшее количество видов эвгленовых водорослей встречено в южных и юго-восточных притоках, что, по-видимому, связано с их более высокой минерализацией и загрязнением. Эвгленовые представлены видами из родов *Euglena* и *Trachelomonas* — по 6 видов, *Phacus* — 4 и *Strombomonas* — 2 вида. Среди них не отмечено массовых форм, а наиболее распространены виды рода *Trachelomonas*.

Максимальное разнообразие золотистых характерно для северных и северо-восточных притоков — Тулемы, Олонки, Свири и Бурной. Наибольшим числом видов представлены роды *Dinobryon* — 8, *Kephyrion* и *Mallomonas* — по 6 видов. Меньше всего видов золотистых встречено в Мийноле, Видлице и Волхове.

Криптофитовые, среди которых преобладают виды рода *Cryptomonas* — 8 видов, наиболее разнообразны в фитопланктоне Сяси и Невы, но и во всех остальных реках представлены достаточно большим числом видов.

Единственный вид рафидофитовых *Gonyostomum semen* Diesing встречен в реках Уксун, Тулокса, Видлица и Олонка, а единственный представитель красных — *Batrachospermum moniliforme* Roth — только в реках Тулеме, Уксуне и Видлице.

Состав речного фитопланктона сформирован преимущественно планктонными видами (свыше 50 %). Случайно-планктонные виды (бентосные формы и обрастатели)

ТАБЛИЦА 2

Массовые виды фитопланктона исследованных притоков и р. Невы и их максимальная численность (тыс. кл./л)

Виды	Реки													
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*
Cyanophyta														
Anabaena circinalis Rabenh.	120	+	40	—	—	+	—	4	24	+	+	+	40	376
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Rafls	300	—	167	200	—	100	25	1633	+	+	—	—	—	3816
Aphanocapsa delicatissima W. et G. S. West	200	—	80	—	+	—	—	200	760	+	+	480	17000	12000
Aphanothece clathrata W. et G. S. West	+	—	+	—	—	—	—	1000	+	—	—	—	600	6000
Limnothrix planctonica (Wolosz.) Meffert	+	—	—	200	120	+	67	347	+	33	+	+	+	56
Merismopedia warmingiana Lagerh.	+	—	—	—	90	—	24	—	—	—	—	64	+	450
Microcystis aeruginosa (Kütz.) Kütz.	+	—	—	—	—	250	—	640	—	—	—	—	100	256
Phormidium tenue (Agardh) Anagn. et Kom.	+	+	95	—	—	—	+	+	100	1	—	—	40	760
Planktolyngbya limnetica (Lemm.) Kom.-Legner. et Cronb.	800	275	810	—	+	—	250	630	2140	460	500	510	190	3890
Planktothrix agardhii (Gom.) Anagn.	200	—	—	—	—	—	—	—	501	—	—	—	+	267
Snowella lacustris (Chod.) Kom. et Hind.	160	—	50	—	—	+	—	+	+	560	—	80	64	1240
Cryptophyta														
Chroomonas acuta Uterm.	90	52	—	8	—	100	180	196	120	206	1830	960	202	520
Cryptomonas caudata Schiller	70	6	16	—	40	16	96	40	16	32	32	260	24	60
C. erosa Ehr.	48	8	16	16	20	26	20	36	10	8	18	408	10	24
C. gracilis Skuja	—	14	12	—	16	2	—	—	—	—	—	26	—	8
C. marssonii Skuja	+	—	—	4	—	—	10	32	4	—	—	156	—	8
C. ovata Ehr.	—	—	—	12	—	8	1	5	6	1	7	82	—	—
Rhodomonas lacustris Pasch. et Ruttn.	120	12	64	+	60	72	48	28	—	40	90	40	32	48

Chrysophyta														
Chrysococcus rufescens Klebs	—	—	—	—	20	4	185	334	—	16	16	130	4	264
Dinobryon divergens Imh.	16	—	16	—	5	4	+	—	48	+	4	—	—	492
D. sertularia Ehr.	—	—	—	—	10	—	—	—	48	104	4	—	—	12
Bacillariophyta														
Asterionella formosa Hass.	144	—	104	8	18	—	+	4	28	8	+	32	24	348
Aulacosira ambigua (Grun.) Sim.	1088	+	32	26	8	16	10	48	64	84	104	28	56	156
A. distans (Ehr.) Sim.	40	—	+	+	4	+	+	8	+	+	+	—	—	—
A. granulata (Ehr.) Sim.	970	+	+	+	—	32	+	12	+	+	4	16	16	112
A. islandica (O. Müll.) Sim.	452	+	24	+	+	+	10	+	88	+	—	34	48	410
A. subarctica (O. Müll.) Haworth	1720	—	12	216	24	152	40	36	48	56	56	56	106	136
Cocconeis placentula Ehr.	33	18	—	—	4	28	10	4	32	4	+	28	60	12
Cyclostephanos dubius (Fricke) Round	24	—	+	+	+	24	5	8	12	24	8	30	28	12
Cyclotella bodanica Eulenst.	12	8	32	—	+	5	—	—	+	+	+	+	—	14
C. meneghiniana Kütz.	16	—	16	—	+	10	5	8	+	12	5	8	16	26
C. ocellata Pant.	8	—	8	—	5	—	+	+	20	4	—	—	—	—
C. pseudostelligera Hust.	16	+	28	5	—	—	—	—	42	—	+	120	4	40
C. stelligera Cl. et Grun.	60	4	+	+	+	5	15	16	+	80	+	14	+	+
Melosira varians Ag.	64	4	18	+	—	54	2	12	+	8	+	13	15	24
Stephanodiscus agassizensis Hakansson et Kling	3	—	+	—	—	+	+	+	2	—	2	4	20	12
S. alpinus Hust.	10	—	—	—	2	—	—	+	4	—	—	+	—	8
S. binderanus (Kütz.) Krieg.	—	—	—	—	4	—	6	—	—	—	—	—	10	+
S. hantzschii Grun.	20	+	—	—	—	—	—	4	12	—	—	240	12	20
S. minutulus (Kütz.) Cl. et Möll.	60	—	+	—	—	—	2	—	60	—	—	—	4	120
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.	140	17	24	4	5	1	4	2	348	+	2	+	5	128
Xanthophyta														
Tribonema affine West	—	4	—	—	—	—	+	—	40	—	—	+	2	468
Chlorophyta														
Botryococcus braunii Kütz	128	384	1204	—	2560	+	—	—	+	384	—	—	—	1268
Closterium acutum (Lynb.) Bréb.	35	4	—	1	8	4	—	4	—	6	2	2	4	+

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Виды	Реки													
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*
Coelastrum microporum Näg.	—	—	—	64	—	—	—	—	—	—	—	56	128	64
Crucigenia tetrapedia (Kirchn.) W. et G. S. West	40	—	—	64	40	16	16	16	—	+	16	40	48	+
Monoraphidium contortum (Thur.) Kom.-Legn.	100	—	4	24	+	360	25	28	116	112	72	52	40	150
Oocystis submarina Lagerh.	16	—	4	—	10	+	10	24	16	—	8	—	+	—
Pandorina morum (Müll.) Bory	320	—	+	—	—	8	—	96	+	192	+	32	96	96
Pediastrum boryanun (Turp.) Menegh.	—	—	—	—	+	—	—	16	32	128	—	128	128	112
P. duplex Meyen	+	—	—	—	—	32	+	8	+	—	—	32	16	32
P. tetras (Ehr.) Rafls	8	—	—	—	—	32	+	4	128	64	—	64	8	32
Pseudosphaerocystis lacustris (Lemm.) Novák.	32	—	—	—	—	8	16	—	8	12	—	16	+	64
Scenedesmus linearis Kom.	—	—	8	—	16	32	4	56	16	16	4	120	112	16
S. quadricauda (Turp.) Bréb.	40	—	16	16	—	16	86	48	32	40	32	260	240	48
Sphaerocystis schroeteri Chod.	—	—	64	64	16	32	16	—	24	64	—	64	+	440

Примечание. «+» — вид найден в качественных пробах, «—» — вид не обнаружен. Обозначения рек те же, что и в табл. 1.

составляют более 40 %, что характерно для речного планктона, формирующегося в условиях повышенной турбулентности (Reynolds, 1988; Охапкин, 1997; и др.).

По отношению к солености воды и активной реакции среды в исследованных реках преобладают пресноводные виды, большей частью индифференты, обитающие в нейтральных или слабокислых водах. Ацидофилы, составляющие менее 20 % видового состава, представлены в основном видами из родов *Aulacoseira*, *Eunotia*, *Frustulia*, *Navicula*, *Pinnularia*, *Tabellaria*. Наибольшее их количество отмечено в северных реках, прежде всего в Уксуне и Тулеме.

В целом максимальное число видов обнаружено в планктоне Невы, Свири и Волхова (181, 171 и 167 видов соответственно). Сравнительно бóльшим (120—150 видов) оно было в Сяси, Бурной, Олонке и Видлице, а наименьшим (66—96 видов) — в Уксуне, Паше и Мийноле. Все реки либо вытекают из озер, либо относятся к озерно-речным системам. Очевидно, что размером этих озер и разнообразием их фитопланктона в значительной мере определяется разнообразие речного фитопланктона. Реки южного и юго-восточного Приладожья в целом характеризуются более разнообразной альгофлорой, чем северные и северо-восточные притоки.

Фитопланктон притоков достаточно разнороден. Коэффициенты сходства Съёренсена по видовому составу между ними составляют 24—59 %. Фитопланктон р. Невы наиболее близок к таковому рек Бурной (коэффициент сходства 58 %), Свири (51) и Волхова (56). Очень близки по составу фитопланктона реки Свирь и Оять (59). Резко отличается от остальных притоков фитопланктон рек Паша и Мийнола (24—37). Кластерный анализ

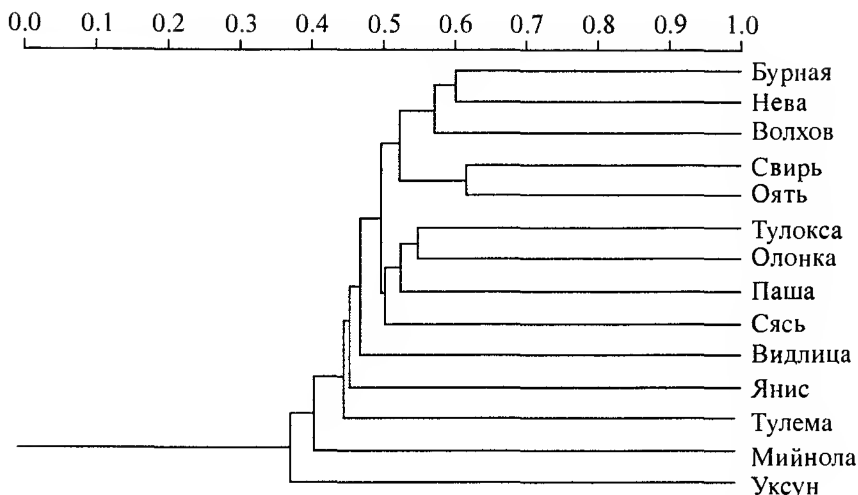


Рис. 2. Дендрограмма сходства рек по видовому составу фитопланктона.

сходства исследованных рек по видовому составу водорослей подтверждает наибольшее сходство фитопланктона рек Невы, Бурной и Волхова, сходство между собой наиболее загрязненных рек Тулоксы, Олонки, Паши и Сяси, а также фитопланктона северных рек (рис. 2).

Состав массовых видов, к которым в данном случае мы отнесли виды, встреченные в количественных пробах, в большинстве притоков достаточно однороден (табл. 2). Наибольшей численности достигают виды родов *Aulacosira*, *Cyclotella*, *Stephanodiscus*, *Asterionella*, *Tabellaria*, *Aphanocapsa*, *Aphanothece*, *Aphanizomenon*, *Limnothrix*, *Planktolyngbya*, *Planktothrix*, *Snowella*, *Chrysococcus*, *Cryptomonas*, *Botryococcus*, *Monoraphidium*, *Scenedesmus* и *Sphaerocystis*.

Биомасса летнего фитопланктона в исследованных притоках изменялась от 0.2 до 5.8 мг/л. В крупных реках доминировали диатомовые водоросли, преимущественно виды рода *Aulacosira*, составляя до 96 % общей биомассы. В остальных реках их доля не превышала 60 %. Зеленые водоросли преобладали в реках Янис и Паша, играли значительную роль в реках Оять, Сясь, Волхов и Олонка. В большинстве рек биомассу зеленых создавали мелкие хлорококковые водоросли из родов *Sphaerocystis*, *Monoraphidium*, *Scenedesmus* и *Pandorina morum* из вольвоксовых. Синезеленые водоросли были наиболее обильны в Неве и Волхове, и только в северных реках доминировали десмидиевые, прежде всего *Closterium acutum*. Заметное развитие криптофитовых отмечалось в Сяси и Неве, а золотистых — в Олонке.

Биомасса осеннего фитопланктона изменялась от 0.3 до 2.3 мг/л и была наиболее высокой в Бурной и Свири. В большинстве притоков по биомассе доминировали диатомовые, зеленые и криптофитовые водоросли. Диатомовые составляли до 96 % общей биомассы в Бурной и 60—75 % в Волхове, Свири, Видлице, Олонке и Неве. Зеленые водоросли преобладали в северных реках (Мийнола, Тулема, Янис), составляя от 60 до 90 % биомассы и играли заметную роль в Сяси, Олонке, Видлице и Неве — 20—30 %. В большинстве рек биомассу зеленых создавали хлорококковые водоросли из родов *Sphaerocystis*, *Scenedesmus*, *Botryococcus* и вольвоксовые из родов *Chlamydomonas* и *Pandorina*. В реках северного побережья Ладоги (Мийнола, Янис, Тулема) как и летом преобладали десмидиевые, в основном виды рода *Closterium*. Криптофитовые доминировали в фитопланктоне Сяси, Паши, Ояти и Тулоксы (60—85 % биомассы) и были достаточно обильно представлены в Свири, Видлице и Неве. Существенное развитие синезеленых водорослей (до 10 %) отмечалось в планктоне Невы, Волхова и Олонки. Золотистые, преимущественно виды рода *Dinobryon*, наиболее обильны были в Уксуне, Тулоксе, Олонке и Ояти.

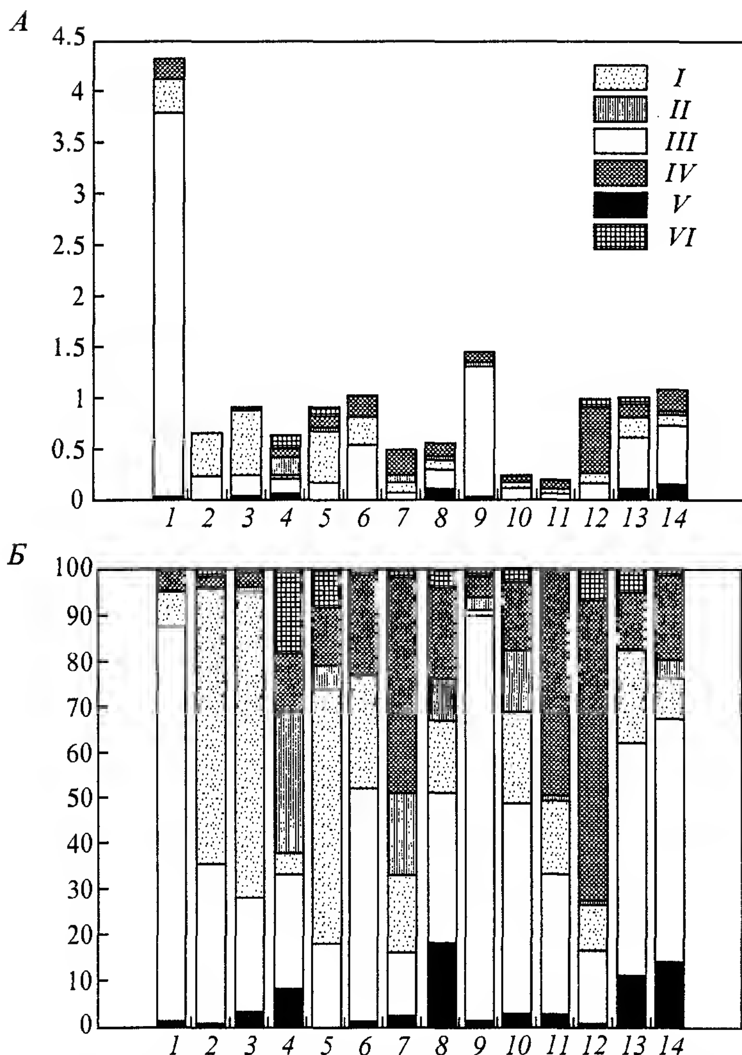


Рис. 3. Средняя биомасса фитопланктона (*А*) и процентное соотношение разных отделов водорослей (*Б*) в общей биомассе летне-осеннего фитопланктона притоков Ладожского оз. и р. Невы в 1995—1998 гг.

I — *Chlorophyta*, *II* — *Chrysophyta*, *III* — *Bacillariophyta*, *IV* — *Cryptophyta*, *V* — *Cyanophyta*, *VI* — прочие. По оси ординат: *А* — средняя биомасса фитопланктона, мг/л; *Б* — доля разных отделов водорослей, %. По оси абсцисс — реки: *1* — Бурная, *2* — Мийнола, *3* — Янис, *4* — Уксун, *5* — Тулема, *6* — Видлица, *7* — Тулокса, *8* — Олонка, *9* — Свирь, *10* — Оять, *11* — Паша, *12* — Сясь, *13* — Волхов, *14* — Нева.

Средняя биомасса летне-осеннего фитопланктона притоков за все годы исследования колебалась в пределах 0.2—4.3 мг/л (рис. 3). Наиболее продуктивным был фитопланктон р. Бурной, который по уровню биомассы можно считать эвтрофным (Трифонова, 1990). Значительно ниже биомасса фитопланктона в других крупных реках: Неве, Волхове, Свири, Сяси и Видлице. Здесь она соответствует мезотрофному типу вод. Наиболее низкие величины биомассы характерны для рек Паша, Оять, Тулокса и Олонка. В большинстве рек зеленые водоросли более обильны в летнем планктоне, синезеленые — в осеннем, а биомасса диатомовых оставалась приблизительно на одном уровне. Наибольшее количество криптофитовых отмечено в загрязняемых реках южного и восточного побережья, особенно в Сяси, Тулоксе, Паше,

Видлице, с наиболее заболоченными водосборами. Причем биомасса их в многоводном 1998 г. была значительно выше, чем в предыдущие годы. По-видимому, именно эти реки являются источниками поступления криптомонад в Ладогу. В последнее десятилетие количество криптомонад в планктоне заметно увеличилось и в настоящее время они часто доминируют в летнем фитопланктоне Ладоги, Невы и Невской губы.

Сравнение фитопланктона притоков Ладожского оз. и р. Невы с другими европейскими реками показывает, что преобладание диатомовых и зеленых водорослей в видовом составе фитопланктона типично для большинства рек умеренной зоны (Descy, 1987; Reynolds, 1988; Охапкин, 1997; Штина, 1997; и др.). На третьем месте по числу видов, как правило, синезеленые водоросли. В более южных и особенно малых реках велико разнообразие эвгленовых водорослей (Охапкин, 1997). Основным отличием северных рек, в том числе притоков Ладоги, можно считать достаточно высокое разнообразие золотистых водорослей и почти полное отсутствие эвгленовых. По составу фитопланктона они более близки с другими северными реками, такими как Кемь и Вуокса, берущими начало в озерах Балтийского кристаллического щита (Трифонова, 1973; Heinonen, 1980; Трифонова, 1995). По биомассе в большинстве европейских рек преобладают диатомовые и зеленые водоросли, причем доля центрических диатомей, особенно мелкоклеточных и мелких хлорококковых водорослей, увеличивается по мере эвтрофирования (Descy, 1987). В последнее время повсеместно отмечается массовое развитие криптомонад.

Еще в начале века было установлено, что фитопланктон р. Невы почти полностью формируется за счет альгофлоры Ладожского оз. (Балахонцев, 1909). Подавляющее большинство массовых видов ладожского планктона встречено в истоке Невы, и периоды их максимальной численности в реке совпадают с периодами максимального развития в озере, хотя численность в Неве, как правило, ниже (Раскина, 1968; Петрова, 1996). Полученные нами данные показывают, что фитопланктон Невы по своему составу наиболее сходен с фитопланктоном крупных рек Бурной, Свири и Волхова. Очевидно, что именно эти реки оказывают наибольшее влияние на формирование фитопланктона Ладоги, а следовательно и всей системы Ладога—Нева—Невская губа, так как ладожский планктон практически без изменения поступает в Невскую губу.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность С. И. Генкалу за помощь в определении центрических диатомей, Е. В. Станиславской за сбор проб фитопланктона летом 1998 г. и В. В. Скворцову за кластерный анализ данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982. 304 с.

Балахонцев Е. Н. Ботанико-биологические исследования Ладожского озера. СПб., 1909.

Балонов И. М. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеноценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—90.

Гусева К. А. К методике учета фитопланктона // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. М., 1959. Т. 2. С. 73—74.

Давыдова Н. Н., Петрова Н. А. Эколого-систематическая характеристика водорослей Ладожского озера // Растительный мир Ладожского оз. Л., 1968. С. 175—199.

Диатомовые водоросли СССР, ископаемые и современные. Т. II. (Вып. 2). СПб., 1992. 126 с.

Красноперова Л. А. Состав и периодичность развития фитопланктона бассейна р. Свирь // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 3. С. 371—375.

Никулина В. Н. Первичная продукция и альгологические исследования некоторых рек Ленинградской области с разной степенью сапробности // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976. С. 18—43.

Обзор состояния водных объектов по гидробиологическим показателям на территории СЗ УГМС в 1977 г. Л., 1978—1983. 110 с.; 201 с.; 155 с.; 86 с.

Охапкин А. Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 48 с.

Петрова Н. А. Фитопланктон в истоке реки Невы (данные ежедневных наблюдений) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 36—42.

Раскина Е. Е. Фитопланктон и обрастания реки Невы и притоков // Загрязнение и самоочищение р. Невы. Л., 1968. С. 168—192.

Расплетина Г. Ф. Изменение гидрохимического режима притоков в результате хозяйственной деятельности на водосборе // Антропогенное эвтрофирование Ладожского оз. Л., 1982. С. 42—50.

Скориков А. С. О летнем планктоне р. Невы и отчасти Ладожского озера // Вестн. рыбопромышленности. 1904. № 1. С. 18—31.

Соловьева Н. Ф. Гидрохимия притоков Ладожского озера // Гидрохимия и гидрооптика Ладожского оз. Л., 1967. С. 5—59.

Трифонова И. С. Состав и продукционная характеристика фитопланктона р. Кеми и озер ее поймы // Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1973. С. 32—34.

Трифонова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990. 184 с.

Трифонова И. С. Исследование фитопланктона реки Вуоксы // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск, 1995. С. 73—75.

Трифонова И. С., Афанасьева А. Л., Павлова О. А. Таксономический состав фитопланктона основных притоков Ладожского озера и р. Невы // Нов. сист. низш. раст. 2001. Т. 35. С. 34—55.

Штина Э. А. Флора водорослей бассейна реки Вятки. Киров, 1997. 92 с.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3 — *Oscillatoriales* // Arch. Hydrobiol. 1988. Suppl. 80. H. 1—4 (Algological Studies 50—53). S. 327—472.

Descy J. P. Phytoplankton composition and dynamics in the River Meus (Belgium) // Arch. Hydrobiol. 1987. Suppl. 78. H. 2. S. 225—245.

Heinonen P. Quantity and composition of phytoplankton in Finnish inland waters // Publications of the Water Research Institute. Helsinki, 1980. 91 p.

Komárek J., Fott B. Chlorophyceae (*Grunalgen*): *Chlorococcales* // G. Huber-Pestalozzi (ed.), Das Phytoplankton des Süsswassern, Systematic und Biologie. Bd 7. H. 1. Stuttgart, 1983. 1045 S.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2 — *Chroococcales* // Arch. Hydrobiol. 1986. Suppl. 73. H. 2 (Algological Studies 43). S. 157—226.

Komárek J., Hindák F. Taxonomic review of natural populations of the cyanophytes from the *Gomphosphaeria* complex // Arch. Hydrobiol. 1988. Suppl. 80. H. 1—4. (Algological Studies 50—53). S. 203—225.

Komárková-Legnerová J., Eloranta P. Planktonic blue-green algae (*Cyanophyta*) from Central Finland (Jyvaskyla region) with special reference to the genus *Anabaena* // Algological Studies. 67. Stuttgart, 1992. S. 103—133.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3: *Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae* // Süsswasser flora von Mitteleuropa. Bd 2/3. Stuttgart, Jena, 1991. 576 S.

Reinolds C. Potamoplankton: Paradigms, paradoxes and prognoses // Algae and the aquatic environment. Bristol, 1988. P. 60—72.

Starmach K. Chrysophyceae // Flora slodkowodna polski. Warszawa, Krakow, 1980. T. 5. 775 p.

Statistica for Windows. Computer program manual. Tulsa, 1995. O. K.: StatSoft, Inc.

SUMMARY

Comparison of phytoplankton in the Neva river and the main tributaries of Ladoga Lake is made on the base of samples taken in July and September of 1995—1998. 435 species are identified in the species composition. Diatoms, green and bluegreen algae were the most diverse. Phytoplankton biomass changed from 0.2 mg/l to 6 mg/l. Centric diatoms comprised 54—96 % of the total phytoplankton biomass in the majority of the rivers, and were especially abundant in the largest rivers. Bluegreens were most abundant in phytoplankton of the Neva and the Volkhov rivers, and cryptomonads in the rivers Syas, Tuloksa, Pasha, Vidlitsa. Claster analysis of the data has shown a large similarity of the Neva phytoplankton with that of the rivers Burnaya and Volkhov.

УДК 582.34:504.73.05(470.21)

© О. А. Белкина

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ АНТРОПОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

O. A. BELKINA. MOSSES OF ANTHROPOGENIC HABITATS IN MURMANSK REGION

Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
Кировск
Поступила 12.05.1999

Составлен список листостебельных мхов, произрастающих на антропогенных местообитаниях Мурманской обл., насчитывающий 135 видов из 59 родов и 24 семейств. Показано изменение таксономической структуры, соотношения экологических групп мхов антропогенно трансформированной бриофлоры, исследовано видовое разнообразие мхов в различных типах антропогенных местообитаний.
Ключевые слова: листостебельные мхи, флора, антропогенные местообитания, Мурманская обл.

В последнее время значительно возрос интерес к изучению флоры и растительности антропогенных местообитаний. Однако работ, посвященных мохообразным, произрастающим на таких территориях, до настоящего времени немного. Из отечественных авторов можно привести работы по мхам антропогенных местообитаний Удмуртии (Ложкина, 1977) и Республики Коми (Железнова, 1990), о распространении мхов в лесах в условиях атмосферного загрязнения (Андреева, 1990а, б), о бриофлоре вырубок (Гордеева и др., 1990), городов (Попова, 1998а) и лесопарков (Игнатов, Игнатова, 1986а, б; Слука, Абрамова, 1990, 1991; Троценко, 1990; Слука, 1993, 1994), о восстановительных сукцессиях мохового покрова после антропогенного воздействия (Мартыненко, 1986; Черепанов, 1990; Бойко, 1991; Ребристая и др., 1993; Горшков, 1995) и др.

Целью настоящей работы было выявление особенностей флоры листостебельных мхов нарушенных человеком местообитаний Мурманской обл. Анализировался видовой состав мхов антропогенных местообитаний с различными типами нарушений растительного покрова. Для этого были определены образцы, собранные автором на территории Мурманской обл. во время экспедиций в предыдущие годы, проведены дополнительные сборы, просмотрен гербарий мхов Полярно-альпийского ботанического сада, литературные источники.

При классификации типов антропогенных нарушений за основу была взята схема, предложенная Б. А. Юрцевым и И. Б. Кучеровым (1995). С учетом специфики такой группы, как мохообразные, выделены следующие антропогенные местообитания: 1) тропы; 2) дороги, куда включены как наезженные, так и редко посещаемые грунтовые дороги, обычно лесные, с четко различимыми колеями от колес автотранспорта; 3) вытоптанные участки вокруг изб рыбаков, кордонов лесников, брошенных стоянок геологов, на питомниках ботанического сада вокруг грядок с растениями, территории малонаселенных поселков («точечные» комплексы строений); 4) места с нарушенным верхним слоем почвы и напочвенным покровом (например, при прокладке дороги или строительстве), но не подвергавшиеся впоследствии вытаптыванию и находящиеся на разных стадиях зарастания («сорные места»); 5) ямы антропогенного происхождения (канавы, шурфы, траншеи, воронки и т. д.); 6) обработанная

человеком древесина (деревянные строения, мосты, доски); 7) гари, кострища; 8) прочее (карьеры, сенокосы, вырубки, нефелиновые «хвостохранилища»,[1] грядки питомников, огородов; помет крупного рогатого скота, новые субстраты и др.). При интродукции в Полярно-альпийском ботаническом саду древесных растений из других районов нередко отмечалось появление чуждых макромицетов (Л. А. Казаков, устное сообщение), поэтому в данной работе были также обследованы комли и отмершие стволики интродуцированных деревьев и кустарников с целью выявления заносных видов мхов, а также опад пихт, не произрастающих здесь в естественных условиях. Места обитания мхов, собранных на территории поселков и городов Мурманской обл., в зависимости от типа нарушения были отнесены к указанным группам.

Воздействие атмосферного загрязнения не изучалось.

Результаты и обсуждение

Таксономическая структура

На антропогенных местообитаниях найдено 135 видов листостебельных мхов (табл. 1), относящихся к 59 родам и 24 семействам. По уточненным данным автора, это составляет 30 % от всей бриофлоры Мурманской обл.

Наиболее крупными по числу видов являются сем. *Bryaceae*, *Dicranaceae*, *Polytrichaceae*, *Brachytheciaceae*, *Amblystegiaceae*, *Sphagnaceae*, *Mniaceae*, *Splachnaceae*, *Ditrichacea*, далее следуют сем. *Bartramiaceae*, *Pottiaceae*, *Grimmiaceae* (табл. 2). 5 крупнейших семейств включают 59.4 % всей флоры, 10 семейств — 80.7 % Отношение числа видов к числу родов (в/р) составляет 2.29 %, семейств (в/с) — 5.63, числа родов к числу семейств (р/с) — 2.46.

Спектр крупнейших семейств значительно отличается от такового для флоры листостебельных мхов Мурманской обл. в целом (табл. 2). Только первые 2 семейства сохраняют лидирующее положение. Среди их представителей много видов, часто встречающихся на нарушенных местообитаниях. Значительно увеличивается доля сем. *Polytrichaceae* и *Brachytheciaceae*, которые в мурманской бриофлоре занимают лишь 7-е и 5-е места соответственно. Политриховые мхи обычны на антропогенных участках; брахитециевые мхи в целом встречаются довольно часто, но большинство видов, за исключением *Brachythecium reflexum* и *B. salebrosum*, зарегистрированы всего по 1—2 раза.

Вместе с тем число видов таких ведущих в северных бриофлорах семейств, как *Amblystegiaceae* и *Sphagnaceae*, существенно уменьшилось. Приуроченные к влажным, преимущественно заболоченным участкам, эти мхи с трудом находят подходящие для себя места в нарушенных группировках. Главным образом, это тропы и дороги, проходящие по болотистой местности, влажные канавы. Из состава флоры выпал род *Hygrohypnum*, представители которого произрастают в ручьях под водой, а также многие другие гидрофиты, в том числе широко распространенные в области (*Limprichtia revolvens*, *Sarmentypnum sarmentosum*, *Warnstorfia fluitans*, многие виды рода *Sphagnum*).

Жизненная стратегия представителей указанных семейств отличается от стратегии видов, наиболее часто встречающихся в нарушенных местообитаниях. Многие сфагновые и амблистегиевые мхи являются виолентами (Раменский, 1938), могут выступать как ценозообразователи, содоминанты, тогда как большинство частых в антропогенных местах видов — эксплеренты или патиенты.

---

[1] «Хвостохранилища» образованы отходами апатито-нефелиновых фабрик. Отходы представляют собой тонкоизмельченный продукт, мелкопесчаный или пылеватый по механическому составу из полевого шпата, титаномагнетита, сфена и др.

ТАБЛИЦА 1

Список видов листостебельных мхов антропогенных местообитаний Мурманской обл.

Виды	Антропогенные местообитания							
	тропы	дороги	вытоптанные участки	сорные места	канавы, ямы, шурфы	обработанная древесина	кострища (к), гари (г)	прочие
Andreaea rupestris Hedw.			+				г	Спил пня
Arctoa fulvella (Dicks.) Bruch et Schimp. in B. S. G.			+		+			
Atrichum tenellum (Rohl.) Bruch et Schimp. in B. S. G.		+						Песчаный карьер
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.	+	+	+		+		к, г	Песчаный карьер; покосы; грядки; «хвостохранилище»
A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.	+							
Barbula convoluta Hedw.	+	+	+	+			к	«Хвостохранилище»
B. unguiculata Hedw.				+				
Bartramia ithyphylla Brid.	+	+			+			
Brachythecium albicans (Hedw.) Schimp. in B. S. G.						+		
B. latifolium Kindb.	+						к	
B. mildeanum (Schimp.) Schimp. ex Milde					+			
B. populeum (Hedw.) Schimp. in B. S. G.	+							Отмершие ветви черной смородины
B. reflexum (Starke in Web. et Mohr) Schimp. in B. S. G.	+	+			+	+	к	Комли сирени, черемухи; каменная кладка; грядки
B. salebrosum (Web. et Mohr) Schimp. in B. S. G.		+	+		+		к	«Хвостохранилище»
B. starkei (Brid.) Schimp. in B. S. G.					+		к	
B. udum (Hag.) Hag.	+							
Bryum amblyodon C. Muell.		+	+	+				
B. arcticum (R. Br.) Bruch et Schimp. in B. S. G.	+							
B. argenteum Hedw.			+					То же

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Антропогенные местообитания							
	тропы	дороги	вытоптанные участки	сорные места	канавы, ямы, шурфы	обработанная древесина	кострища (к), гари (г)	прочие
Bryum caespiticium Hedw.		+	+				к	«Хвостохранилище»; посевы; ямы с выходами доломита или известняка
B. creberrimum Tayl.		+			+		к	Известняковый и доломитовый карьеры
B. elegans Nees ex Brid.		+	+					Каменные кладки; на пихтовом опаде под интродуцированными пихтами; покос
B. intermedium (Brid.) Bland.		+		+				
B. pallens (Brid.) Sw. ex Roehl.	+	+			+			
B. pallescens Schleich. ex Schwaegr.		+						Доломитовый карьер; яма с выходом известняка
B. pseudotriquetrum (Hedw.) Gaertn. et al.					+	+		Бумага; ямы с выходами доломита или известняка
B. purpurascens (R. Br.) Bruch et Schimp. in B. S. G.	+	+			+			
B. rutilans Brid.		+						
B. teres Lindb.				+				
B. umbratum Hag.		+		+				
B. weigelii Spreng. in Biehler		+	+					
Buxbaumia aphylla Hedw.	+							
Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb.		+			+			Карьер
C. giganteum (Schimp.) Kindb.				+	+			
Campylium sommerfeltii (Myr.) J. Lange								Кусок шифера
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	+	+	+	+	+	+	к, г	Карьер (в том числе на органических остатках); «хвостохранилища»; железнодорожная насыпь; гнилая кора черемухи; грядки

Cirriphyllum piliferum (Hedw.) Grout			+					
Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr								Покосы
Cynodontium strumiferum (Hedw.) Lindb.							г	
Dicranella cerviculata (Hedw.) Schimp.			+		+		к	Карьер; грядки; злаковый луг на осушенном болоте; помет на дороге
Dicranella crispa (Hedw.) Schimp.				+	+			
D. grevilleana (Brid.) Schimp.		+		+				Яма с выходом известняка
D. schreberiana (Hedw.) Hilp. ex Crum et Anderson	+		+		+		к	Грядки
D. subulata (Hedw.) Schimp.	+	+	+		+			
Dicranoweisia crispula (Hedw.) Lindb.	+		+		+			
Dicranum acutifolium (Lindb. et H. Arnell) C. Jens. ex Weinm.					+			
D. bergeri Bland. in Starkei	+	+						Вырубка
D. bonjeanii De Not.	+				+			Спил пня ели
D. brevifolium (Lindb.) Lindb.	+							
D. congestum Brid.	+							
D. drummondii C. Muell.		+						
D. elongatum Schleich. ex Schwaegr.	+	+						
D. fuscescens Turn.	+	+				+		
D. majus Sm.	+	+				+		Пустошь на месте березняка
D. scoparium Hedw.						+	к, г	Вырубка
Didymodon rigidulus Hedw.			+	+				
Discelium nudum (Dicks.) Brid.					+			
Ditrichum cylindricum (Hedw.) Grout				+				
D. flexicaule (Schwaegr.) Hampe		+						
D. heteromallum (Hedw.) Britt.	+	+			+	+		Карьер; грядки
D. lineare (Sw.) Lindb.							к	
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn.								Кирпичная стена, комель черемухи
Funaria hygrometrica Hedw.		+					к	Кирпичная стена, «хвостохранилица»
Herzogiella turfacea (Lindb.) Iwats.						+		
Hylocomiastrum pyrenaicum (Spruce) Fleisch. in Broth.					+			

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Антропогенные местообитания							
	тропы	дороги	вытоптанные участки	сорные места	канавы, ямы, шурфы	обработанная древесина	кострища (к), гари (г)	прочие
Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. in B. S. G.				+		+	г	
Kiaeria blyttii (Schimp.) Broth.	+				+			
K. starkei (Web. et Mohr) Hag.	+		+		+			
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils.	+	+			+		к, г	«Хвостохранилище»
Limprichtia cossonii (Schimp.) Anderson et al.						+		
Meesia triquetra (Richter) Aongstr.	+							
M. uliginosa Hedw.	+							
Mnium spinosum (Voit) Schwaegr.					+			
M. stellare Hedw.							к	
Oligotrichum hercynicum (Hedw.) DC. in Lam. et DC.	+	+	+		+	+		
Oncophorus virens (Hedw.) Brid.	+							Комель черемухи
O. wahlenbergii Brid.				+		+		
Orthodicranum montanum (Hedw.) Loeske	+							
Palustriella commutata (Hedw.) Ochyra								Грядки
Philonotis caespitosa Jur.			+	+	+	+		
P. fontana (Hedw.) Brid.			+	+	+			
P. tomentella Mol.				+	+	+		
Plagiomnium ellipticum (Brid.) T. Kop.	+							Вырубка; покосы; между бревнами на почве
Plagiothecium cavifolium (Brid.) Iwats.								Под пологом пихт
P. denticulatum (Hedw.) Schimp. in B. S. G.		+			+		к	Каменная кладка; гнилая кора черемухи; гнилая кора рябины
Platydictya jungermannioides (Brid.) Crum		+						
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	+	+			+	+	г	
Pogonatum dentatum (Brid.) Brid.					+			

P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv.		+		+	+			
Pohlia bulbifera (Warnst.) Warnst.		+						
P. cruda (Hedw.) Lindb.					+			
P. drummondii (C. Muell.) Andrews	+	+	+	+	+			Грядки
P. filum (Schimp.) Mart.		+	+	+	+			То же
P. nutans (Hedw.) Lindb.	+	+			+	+	к, г	Гнилая кора черемухи; под пологом пихт; спил бревна; почва на шифере крыши
P. proligera (Kindb. ex Breidl.) Lindb. ex H. Arnell	+	+					к	
P. wahlenbergii (Web. et Mohr) Andrews in Grout		+	+		+			На помете (на дороге); грядки
Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm.		+		+	+			Нарушенная выпасом тундра
P. commune Hedw.	+	+	+	+	+		к	Вырубка
P. hyperboreum R. Br.							г	
P. juniperinum Hedw.	+	+	+		+		к, г	Вырубка и гарь; почва на полу разрушенного строения; грядки
P. longisetum Sw. ex Brid.					+			Сенокос
P. longisetum var. *anomalum* (Milde) Hag.		+			+			
P. piliferum Hedw.			+		+		к, г	«Хвостохранилище»; выбитая выпасом тундра; карьер
P. strictum Brid.	+		+		+		к, г	Старая вырубка; место вырубки и гари
P. swartzii Hartm.					+			
Pseudobryum cinclidioides (Hueb.) T. Kop.					+			Карьер; покосы
Pseudoleskea radicosa (Mitt.) Kindb.								Каменная кладка
Psilopilum laevigatum (Wahlenb.) Lindb.		+						
Racomitrium canescens (Hedw.) Brid.		+	+	+		+		«Хвостохранилище»
R. lanuginosum (Hedw.) Brid.								Место вырубки и гари
R. microcarpon (Hedw.) Brid.	+				+		г	То же
R. sudeticum (Funck) Bruch et Schimp. in B. S. G.	+		+					
Rhizomnium magnifolium (Horik.) T. Kop.	+				+	+	к	

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Антропогенные местообитания							
	тропы	дороги	вытоптанные участки	сорные места	канавы, ямы, шурфы	обработанная древесина	кострища (к), гари (г)	прочие
Rhizomnium pseudopunctatum (Bruch et Schimp.) T. Kop.			+		+		к	
R. punctatum (Hedw.) T. Kop.		+						
Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr.					+			
Rhytidiadelphus subpinnatus (Lindb.) T. Kop.	+							
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske		+			+	+	к	«Хвостохранилище»; гнилая кора черемухи; спил бревна
Sphagnum angustifolium (Russ. ex Russ.) C. Jens.		+						Мочажина на вырубке; вырубка
S. capillifolium (Ehrh.) Hedw.	+							
S. compactum DC. in Lam. et DC.		+						
S. fuscum (Schimp.) Klinggr.								Покосы
S. girgensohnii Russ.	+	+						
S. platyphyllum (Lindb. ex Braithw.) Sull. ex Warnst.								Карьер
S. squarrosum Crome		+		+	+			
S. warnstorfii Russ.		+				+		Покосы
Splachnum ampullaceum Hedw.		+						
S. luteum Hedw.							г	
S. rubrum Hedw.								Экскременты крупного рогатого скота
S. sphaericum Hedw.	+						г	
Straminergon stramineum (Brid.) Hedenaes	+	+						Карьер
Tetraplodon angustatus (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G.	+	+						
T. mnioides (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G.	+	+						Карьер; старая вырубка
Tortella tortuosa (Hedw.) Limpr.								На доломите в карьере

Trematodon ambiguus (Hedw.) Hornsch.		+						
Warnstorfia exannulata (B. S. G.) Loeske		+			+			
Всего видов	50	60	31	24	56	21	34	Карьер 58 из них: карьеры — 15, грядки — 11, «хвостохранилища» — 11, основания стволиков, кора интродуцентов — 8 и др.

Примечание. «+» — вид встречен в данном местообитании.

Сем. *Grimmiaceae*, которое в большинстве своем объединяет связанные с горными условиями эпилитные виды, также слабо представлено во флоре антропогенных местообитаний. Из этого семейства только виды рода *Racomitrium* были встречены по краям троп, главным образом, на камнях. Единственным действительно толерантным к умеренному вытаптыванию видом оказался *Racomitrium canescens*.

В антропогенной флоре сократилась доля сем. *Pottiaceae*, занимающего 8 место в общей бриофлоре. Это тем интереснее, что в нарушенных человеком местах рядом авторов отмечается некоторое «остепнение» флоры, т. е. сближение с более южными флорами, а поттиевые мхи рассматриваются часто как аридное семейство. В Мурманской обл. поттиевые мхи встречаются рассеянно, в большинстве своем проявляют себя как кальцефилы, и на антропогенных местах практически не найдены, за исключением 3 видов, из которых только *Barbula convoluta* довольно часто поселяется в таких местообитаниях.

Обращает на себя внимание довольно большое число видов из сем. *Splachnaceae*. Отмеченные представители этого семейства поселяются на помете и животных останках (погадках, трупиках, рогах), поэтому нахождение сплахновых мхов на нарушенных местообитаниях связано с деятельностью не только человека, но и животных. Последние используют проложенные человеком дороги и тропы, а также кормятся на зарастающих ягодниками пожарищах. Кроме того, плотные куртинки видов *Splachnum* или *Tetraplodon* на тропах или дорогах хорошо заметны и чаще собираются даже не бриологами.

В табл. 2 приведены данные по флоре мхов антропогенных местообитаний Республики Коми (Железнова, 1990), насчитывающей 78 видов. Здесь также велика доля сем. *Bryaceae*, *Dicranaceae* и *Polytrichaceae*, однако немало сфагновых мхов, произрастающих по обочинам дорог и в канавах. Сем. *Amblystegiaceae* и *Brachytheciaceae* по сравнению с Мурманской обл. «поменялись» местами. В антропогенной бриофлоре Республики Коми в отличие от всей флоры мхов тоже наблюдается резкий «скачок вверх» сем. *Polytrichaceae*, и снижение роли сем. *Amblystegiaceae*, которое занимает 5 место вместо 3, и сем. *Pottiaceae*, переместившегося с 7 места на последнее (на антропогенных местообитаниях найден всего 1 вид). Сем. *Grimmiaceae* вообще отсутствует в антропогенных местообитаниях, тогда как во всей бриофлоре Республики Коми оно входит в десятку ведущих. Сфагновые мхи не изменили своего положения в спектре ведущих семейств.

Таким образом, при антропогенной трансформации в спектре ведущих семейств бриофлоры Мурманской обл. уменьшается доля сем. *Amblystegiaceae*, *Sphagnaceae*, *Grimmiaceae*, *Pottiaceae* и увеличивается доля *Polytrichaceae*, *Brachytheciaceae*. При этом в соседней северной бриофлоре Республики Коми выявляются некоторые сходные тенденции: также увеличивается роль сем. *Poly-*

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов мхов по семействам во флорах антропогенных местообитаний Мурманской обл. и Республики Коми, а также во флорах этих территорий в целом

Семейства	Число видов мхов в антропогенных местообитаниях Мурманской обл.		Число видов во флоре мхов Мурманской обл.		Число видов мхов в антропогенных местообитаниях Республики Коми		Число видов во флоре мхов Республики Коми	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Bryaceae	24	17.8	60	13.3	15	19.1	36	9.0
Dicranaceae	24	17.8	51	11.3	9	11.5	50	12.4
Polytrichaceae	13	9.7	19	4.3	9	11.5	17	4.2
Brachytheciaceae	10	7.5	26	5.8	5	6.4	29	7.3
Amblystegiaceae	8	5.9	45	10	6	7.7	35	8.8
Sphagnaceae	8	5.9	36	8	8	10.2	33	8.3
Mniaceae	7	5.2	21	4.7	3	3.8	23	5.8
Splachnaceae	6	4.5	11	2.5	2	2.6	10	2.5
Ditrichaceae	5	3.7	10	2.2	2	2.6	8	2.0
Bartramiaceae	4	3.0	11	2.5	2	2.6	11	2.8
Pottiaceae	4	3.0	19	4.2	1	1.3	23	5.7
Grimmiaceae	4	3.0	25	5.6	0	0	14	3.5
Hylocomiaceae	3	2.2	4	0.9	2	2.6	4	1.0
Plagiotheciaceae	3	2.2	8	1.8	1	1.3	8	2.0
Aulacomniaceae	2	1.5	2	0.4	2	2.6	3	0.7
Meesiaceae	2	1.5	5	1.1	0	0	3	0.7
Buxbaumiaceae	1	0.7	2	0.4	1	1.3	1	0.2
Disceliaceae	1	0.7	1	0.2	1	1.3	1	0.2
Funariaceae	1	0.7	1	0.2	1	1.3	2	0.5
Climaciaceae	1	0.7	1	0.2	1	1.3	1	0.2
Andreaeaceae	1	0.7	6	1.3	0	0	1	0.2
Leskeaceae	1	0.7	10	2.2	0	0	10	2.5
Cratoneuraceae	1	0.7	3	0.7	0	0	3	0.7
Rhytidiaceae	1	0.7	4	0.9	2	2.6	4	1.0
Hypnaceae	0	0	14	3.1	3	3.8	15	3.7
Thuidiaceae	0	0	4	0.9	2	2.6	5	1.2
Прочие	0	0	47	11.1	0	0	45	11.1
Итого	135	100	450	100	78	100	404	100

Примечание. Сведения по Мурманской обл. приведены по: Шляков и Константинова (1982), Константинова и др. (1993), а также неопубликованным данным автора. Объемы таксонов для флоры мхов Республики Коми приведены по: Железнова (1990, 1994).

trichaceae, *Brachytheciaceae*, снижается доля *Amblystegiaceae*, *Pottiaceae*, а представители сем. *Grimmiaceae* вообще не встречены на антропогенных местообитаниях.

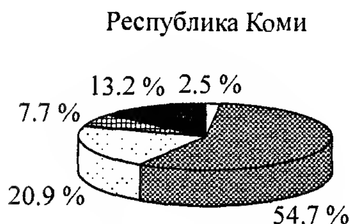
Экологический анализ

Разнообразие экологических условий в антропогенных местообитаниях позволяет существовать на них видам мхов с чрезвычайно разнообразными требованиями к характеру и богатству субстрата, влажности.

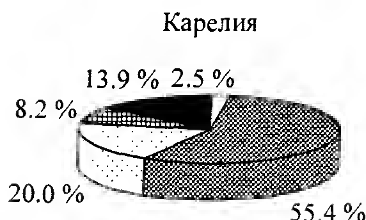
В антропогенной бриофлоре отмечены эпилиты, эпиксилы, эпигейные мхи и виды, обитающие на органических остатках животного происхождения. Эпилиты обычно произрастают на камнях, расположенных на обочинах дорог и по краям тропинок, мелкоземе и щебне, стенках известняковых и доломитовых карьеров (*Andreaea*

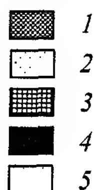












Соотношение числа видов листостебельных мхов в экологических группах различных бриофлор.

1 — мезофиты, *2* — гигрофиты, *3* — гидрофиты, *4* — неясная группа, *5* — ксерофиты. В группу ксерофитов объединены ксерофиты и мезоксерофиты, мезофитов — ксеромезо-, мезо- и гигромезофиты, гигрофитов — мезогигро-, гигро- и гидрогигрофиты, гидрофитов — гигрогидро- и гидрофиты. Данные по бриофлоре Коми приведены по: Железнова (1990, 1994); Карелии — по: Волкова Л. А., Максимов А. И. (1993). Сведения по антропогенной флоре Карелии отсутствуют.

rupestris, *Dicranoweisia crispula*, *Pseudoleskea radicosa*, *Racomitrium microcarpon*, *R. sudeticum*). Облигатных эпиксилов на антропогенных местообитаниях не отмечено. Факультативные эпиксилы произрастают на влажных досках, на брошенных, редко используемых деревянных строениях, не поднимаясь выше 1 м над поверхностью земли, на бревнах мостов (*Brachythecium* spp., *Pohlia nutans*, *Sanionia uncinata*). В трещинках досок или между бревнами на незначительном количестве мелкозема встречаются и обычные напочвенные виды (*Hylocomium splendens*, *Oligotrichum hercynicum*, *Bryum pseudotriquetrum*). Интересно отметить, что такой эпилит, как *Andreaea rupestris*, был встречен на спиле елового пня. (Впоследствии *A. rupestris* был неоднократно найден на поваленных, очень гладких, лишенных коры стволах ели, а также по одному разу на живых стволах рябины и березы). Как уже было сказано, небольшая группа видов из сем. *Splachnaceae* обитает на животных останках и экскрементах. Наиболее многочисленны в бриофлоре антропогенных местообитаний эпигейные виды: лесные, болотные, тундровые и обнаженной почвы (т. е. естественно нарушенных мест). Именно мхи незадернованной почвы являются наиболее частыми компонентами группировок антропогенно нарушенных местообитаний (*Ceratodon purpureus*, *Dicranella* spp., *Ditrichum heteromallum*, *Leptobryum pyriforme* и др.).

По отношению к богатству субстрата значительно преобладают эвтрофные виды (51 % от обитателей почвы и мелкозема), что характерно и для флоры мхов области в целом (50 %).

Важным жизненным фактором для мохообразных являются условия увлажнения. В северных флорах мхов — Мурманской обл., Республики Коми (Железнова, 1994),

Карелии (Волкова, Максимов, 1993) — соотношение числа видов в различных экологических группах сходно (см. рисунок). Оно определяется биологией мохообразных, нуждающихся хотя бы в умеренном количестве влаги. Во флоре мхов антропогенных местообитаний Мурманской обл. наблюдается снижение доли гидрофитов — видов, произрастающих в руслах и по берегам речек и ручьев, а также многих сфагнов, по сравнению со всей бриофлорой области. Вместе с тем возросло участие во флоре мезо- и гигрофитов. Снижение доли гидрофитов привело к возрастанию долей мезо- и гигрофитов. Интересно, что экологические спектры мхов антропогенных местообитаний Мурманской обл. и Республики Коми более сходны между собой в процентном соотношении, чем такие же спектры флор мхов всей Мурманской обл. и всей Республики Коми, т. е. происходит некоторое «усреднение», сближение трансформированных флор, по крайней мере в том, что касается влажности субстрата.

Одни и те же типы антропогенных местообитаний могут заселять как ксерофиты, так и гигрофиты. Первые будут встречаться в засушливых местах (например, дорога в ельнике кустарничковом), а вторые в переувлажненных (дорога среди болота или вдоль берега ручья).

Мхи различных типов нарушенных местообитаний

Наибольшее число видов (60) встречено на грунтовых дорогах (табл. 1). На наезженных дорогах мхи произрастают на обочинах, на почве, мелкоземе и камнях. Условия увлажнения в колеях и между ними могут значительно различаться. Это сказывается на видовом составе мхов: в колеях растут преимущественно гигромезофиты, гигрофиты и даже гигрогидрофиты (*Aulacomnium palustre*, *Bryum weigelii*, *Calliergon cordifolium*, *Philonotis caespitosa*, *Pohlia drummondii*, *P. filum*, *P. wahlenbergii*, *Polytrichum commune*, *P. longisetum*, *Sphagnum* spp.), между колеями — мезофиты и гигромезофиты (*Atrichum tenellum*, *Dicranella subulata*, *Dicranum bergeri*, *Ditrichum heteromallum*, *Leptobryum pyriforme*, *Oligotrichum hercynicum*).

Большое число видов мхов (50) также отмечено на тропах. Это и понятно: тропы и дороги пролагаются в различных по природным условиям местностях и соответственно в разных растительных сообществах; степень нагрузки также может сильно колебаться. Площадь деградации растительного покрова на тропах и «лесных» дорогах невелика, и по краям обычно постоянно происходят восстановительные процессы.

31 вид мхов собран на вытоптанных участках: вокруг «точечных» жилищных комплексов и в местах рекреации, т. е. возле отдельно стоящих избушек рыбаков, кордонов лесников, на территориях мелких поселений, стоянок туристов и геологов, между грядками питомников в Полярно-альпийском ботаническом саду.

В местах с нарушенным верхним слоем почвы (но не уплотненным в результате вытаптывания («сорные места»)) встречено 24 вида.

Довольно разнообразный состав мхов выявлен на таких нарушенных местообитаниях, как канавы и ямы антропогенного происхождения, находящиеся на различных стадиях зарастания (56 видов). Условия дренажных канав благоприятны для поселения мхов, в том числе многих гигро- и гидрофитов (*Calliergon giganteum*, *C. cordifolium*). Шурфы и воронки флористически более бедные вследствие сухости и слабой гумусированности грунта.

На обработанной древесине встречен 21 вид. На кострищах и гарях отмечено 34 вида, причем кострища более разнообразны по видовому составу, определяемому в значительной степени условиями увлажнения и связанной с этим окружающей растительностью. На кострищах помимо часто встречающихся *Ceratodon purpureus*, *Leptobryum pyriforme*, *Bryum caespiticium*, *B. creberrimum*, *Funaria hygrometrica*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Pohlia nutans*, поселяются виды из окружающих сообществ — *Aulacomnium palustre*, *Brachythecium* spp., *Pohlia proligera*, *Polytrichum commune*.

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты сходства Съёренсена—Чекановского видового состава моховых флор различных антропогенных местообитаний (АМ) Мурманской обл.

АМ	Тропы	Дороги	Вытоптанные участки	Сорные места	Канавы	Древесина	Кострища, гари
Тропы	—	0.45	0.27	0.11	0.43	0.25	0.38
Дороги	—	—	0.35	0.31	0.45	0.27	0.34
Вытоптанные участки	—	—	—	0.36	0.46	0.15	0.4
Сорные места	—	—	—	—	0.3	0.26	0.14
Канавы	—	—	—	—	—	0.29	0.44
Древесина	—	—	—	—	—	—	0.29
Кострища, гари	—	—	—	—	—	—	—

На грядках питомников Полярно-альпийского ботанического сада и огородов найдено 11 видов. В песчаных карьерах собраны виды обнаженной почвы, в доломитовых — эпилиты.

Мхи, заселяющие комли и отмершие части древесных интродуцентов (8 видов), те же, что и произрастающие на местных деревьях и кустарниках (*Brachythecium reflexum*, *B. populeum*, *Plagiothecium denticulatum*, *Sanionia uncinata*).

Были найдены мхи на субстратах, не существующих в естественных условиях, — это шифер (*Campylium sommerfeltii*), бумага (*Bryum pseudotriquetrum*), кирпич и цемент строений (*Bryum* sp., *Eurhynchium pulchellum*, *Funaria hygrometrica*).

Коэффициенты сходства Съёренсена—Чекановского флор мхов (Шмидт, 1984) в различных антропогенных местообитаниях не превышают 0.46 (табл. 3). Наименьшее сходство видового состава с другими антропогенными местообитаниями обнаруживают обработанная древесина и сорные места — участки с нарушенным почвенным покровом.

Распределение по растительным зонам и высотным поясам

Подавляющее большинство видов произрастает в равнинной части таежной зоны (79 видов) и лесном поясе в горах (102). Лишь небольшая часть встречена в равнинной (21) и горной (25) тундрах и лесотундрах. Это объясняется тем, что бóльшая часть территории Мурманской обл. занята лесами, и деятельность человека происходит чаще именно здесь. Некоторую роль, возможно, сыграло то обстоятельство, что равнинные (зональные) тундры обследованы еще недостаточно хорошо. Все виды антропогенных местообитаний, отмеченные в тундрах, произрастают также и в лесных сообществах, за исключением видов, найденных всего в одной точке.

Активность и ценотическая значимость

При определении степени активности вида учитывались показатели, предложенные Б. А. Юрцевым (1968): разнообразие заселенных экотопов, степень постоянства присутствия вида на данном экотопе, общий уровень численности в пределах заселенного экотопа. Среди мхов, отмеченных на антропогенных местообитаниях, выделяется группа из 10 наиболее активных видов. По встречаемости, проективному покрытию в растительных группировках нарушенных мест и разнообразию занимаемых субстратов самым активным видом является *Ceratodon purpureus*. Высокоактивны также *Leptobryum pyriforme*, *Bryum caespiticium*, *B. creberrimum*, *Dicranella cerviculata*, *D. subulata*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Sanionia uncinata*. Менее активны *Brachythecium reflexum*, *Pleurozium schreberi*, в подходящих

условиях увлажнения высокую активность проявляют *Aulacomnium palustre*, *Philonotis caespitosa*, *Pohlia wahlenbergii*, *Polytrichum commune*, в горных районах — *Oligotrichum hercynicum*, *Pohlia filum*, *P. drummondii* (последний вид также в равнинной тундре). Ценотическая значимость многих из этих видов может быть достаточно высокой, однако этот вопрос требует дальнейшего изучения.

В целом наибольшую активность в заселении антропогенно нарушенных мест проявляет экологическая группа мхов обнаженной, незадернованной почвы (естественно нарушенных местообитаний), значительная часть которых представлена типичными эксплерентами. Они характеризуются довольно коротким жизненным циклом и обильным спороношением.

Как уже указывалось (Белкина, Лихачев, 1999), некоторые виды в неблагоприятных для себя условиях вытесняются на нарушенные местообитания.

Антропофильный элемент мурманской бриофлоры

Под антропофильным элементом или антропофитами, вслед за Е. В. Дорогостайской (1972), понимаются «растения, произрастающие на антропогенных (т. е. находящихся под значительным влиянием человека) местообитаниях».

Практически все виды мхов, встречающиеся на антропогенных местообитаниях Мурманской обл., являются аборигенными. В естественных условиях они произрастают в различных растительных сообществах и открытых группировках (на скалах, осыпях, россыпях, в ветровальных ямах и т. п.). Таким образом, мурманские мхи-антропофиты являются апофитами, т. е. растениями, происходящими из местных растительных сообществ, полностью или частично перешедшими на антропогенные местообитания (Протопопова, 1991; Попова, 1998б).

В Мурманской обл. единственным видом, встреченным только на антропогенных участках (кострищах, обочинах дорог, нефелиновых «хвостохранилищах»), является *Funaria hygrometrica*, которую, вероятно, можно отнести к антропохорам — растениям, занесенным в область и распространяемым при участии человека (Thellung, 1918/1919; Дорогостайская, 1972; Туганаев, Пузырев, 1988).

Редкие и охраняемые виды

На антропогенных местообитаниях отмечены 3 вида, внесенные в «Красную книгу Мурманской области»: *Barbula unguiculata*, *Bryum arcticum*, *Discelium nudum*, и 4 вида — *Bryum rutilans*, *Buxbaumia aphylla*, *Discelium nudum*, *Herzogiella turfacea* — в «Красную книгу мохообразных Европы».

Заключение

На антропогенных местообитаниях Мурманской обл. найдено 135 видов листостебельных мхов из 59 родов и 24 семейств, что составляет 30 % от всей флоры мхов области. При дальнейшем изучении антропогенных территорий список будет увеличиваться в основном за счет случайных видов. Одним из проявлений антропогенной трансформации бриофлоры Мурманской обл. является изменение ее таксономической структуры. В спектре ведущих семейств во флоре мхов антропогенных местообитаний Мурманской обл. снижается доля сем. *Amblystegiaceae*, *Sphagnaceae*, *Grimmiaceae*, *Pottiaceae*, увеличивается роль *Polytrichaceae*, *Brachytheciaceae* по сравнению со спектром бриофлоры всей области. Некоторые тенденции этих изменений прослеживаются и в антропогенной флоре Республики Коми. На антропогенных местообитаниях представлены все экологические группы мхов, различающиеся требованиями к характеру и богатству субстрата, условиям увлажнения. При этом резко снижена доля эпилитных видов, уменьшен процент гидрофитов, но увеличена доля гигро- и мезофитов. Отмечено «сближение» экологических спектров по отношению

к условиям увлажнения в трансформированных флорах Мурманской обл. и Республики Коми по сравнению со спектрами соответствующих флор мхов этих регионов. Наибольшее число видов найдено на дорогах, а также в ямах и канавах антропогенного происхождения, на тропах. Почти все листостебельные мхи антропогенных местообитаний являются апофитами. Исключение составляет антропохорный вид *Funaria hygrometrica*. Выделена группа из 10 видов, наиболее активных в заселении антропогенных местообитаний мхов, большинство из них эксплеренты — растения обнаженной почвы. На изученных местообитаниях найдены редкие и охраняемые виды мхов, 3 из них включены в «Красную книгу Мурманской области», 4 — в «Красную книгу мохообразных Европы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Е. Н. Влияние атмосферного загрязнения на моховой покров северо-таежных лесов // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990а. С. 159—172.

Андреева Е. Н. Изменение мохово-лишайникового яруса при атмосферном загрязнении // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского п-ова. Л., 1990б. С. 131—140.

Белкина О. А., Лихачев А. Ю. Некоторые особенности флоры листостебельных мхов Кандалакшского заповедника (Белое море) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 11. С. 36—49.

Бойко М. Ф. Мохообразные начальных стадий первичных сукцессий на субстратах антропогенного происхождения // Экология. 1991. № 2. С. 21—25.

Волкова Л. А., Максимов А. И. Список листостебельных мхов Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 57—91.

Гордеева М. М., Игнатова Е. А., Уланова Н. Г. Бриофлора вырубок охранной зоны Центрально-лесного заповедника // Нов. сист. низш. раст. 1990. Т. 27. С. 140—144.

Горшков В. В. Послепожарное восстановление мохово-лишайникового яруса в сосновых лесах Кольского п-ва // Экология. 1995. № 3. С. 179—183.

Дорогостайская Е. В. Сорные растения Крайнего Севера СССР. Л., 1972. 172 с.

Железнова Г. В. Мохообразные антропогенных местообитаний в Коми АССР // Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера. Сыктывкар, 1990. С. 15—27.

Железнова Г. В. Флора листостебельных мхов Европейского Северо-Востока. СПб., 1994. 148 с.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Бриофлора территории Главного ботанического сада АН СССР // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1986а. № 141. С. 47—52.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Бриофлора Кунцева: изменения за полтора века // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1986б. № 147. С. 31—36.

Константинова Н. А., Лихачев А. Ю., Белкина О. А. Дополнения и уточнения к «Конспекту флоры мохообразных Мурманской области» // Флористические и геоботанические исследования в Мурманской обл. Апатиты, 1993. С. 6—44.

Ложкина Н. В. Мхи антропогенных местообитаний Удмуртии // Культурная и сорная растительность Удмуртии. Ижевск, 1977. С. 95—96.

Мартыненко В. А. Естественное зарастание техногенных участков на Приполярном Урале // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1663—1668.

Попова Н. Н. Особенности городских бриофлор средней полосы России // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв. Тез. докл. на II(X) съезде РБО. СПб., 1998а. 141 с.

Попова Н. Н. Бриофлора Среднерусской возвышенности: хорология, антропогенная трансформация и проблемы сохранения видового разнообразия: Дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 1998б. 336 с.

Протопопова В. В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. Киев, 1991. 204 с.

Раменский Л. Г. Введение в почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.

Ребристая О. В., Хитун О. В., Чернядьева И. В. Техногенные нарушения и естественное восстановление растительности в подзоне северных гипоарктических тундр п-ова Ямал // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 122—135.

Слука З. А. Бриофлора в зеленых массивах города Москвы // Вестн. МГУ. 1993. Сер. биол. № 4. С. 30—38.

Слука З. А. Редкие виды мхов на территории Москвы // Вестн. МГУ. 1994. Сер. биол. № 4. С. 38—44.

Слука З. А., Абрамова Л. И. Видовой состав и местообитания мхов в лесопарке Покровское-Стрешнево. Биол. науки. М., 1990. Деп. ВИНИТИ. № 2489-В90. 23 с.

Слука З. А., Абрамова Л. И. Мхи городской части лесопарка Юго-Западный. Биол. науки. М., 1991. Деп. ВИНИТИ. № 3730-В91.

Троценко Г. В. Мхи Шарташского лесопарка г. Свердловска // Эколого-флористические исследования по споровым растениям Урала. Свердловск, 1990. С. 24—33.

Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гемерофиты Камско-Вятского междуречья. Свердловск, 1988. 128 с.

Черепанов И. В. Сообщества мохообразных на ранних стадиях зарастания обнаженных песчаников // Биол. науки. М., 1990. № 4. С. 74—77.

Шляков Р. Н., Константинова Н. А. Конспект флоры мохообразных Мурманской обл. Апатиты, 1982. 227 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А., Кучеров И. Б. Типы нарушений растительности // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: методы изучения. СПб., 1995. С. 64—74.

Thellung A. Zur Terminologie der Adventiv- und Ruderalflora // Allgemeine Bot. Zeitshrift. Karlsruhe, 1918/1919. H. 24/25. S. 36—42.

SUMMARY

The mosses from habitats disturbed by human activity were studied in Murmansk region. The list includes 135 moss species belonging to 59 genera and 24 families. It comprises 30 % of the total bryoflora. The number of species of *Polytrichaceae* and *Brachytheciaceae* increases in anthropogenic habitats, while that of *Amblystegiaceae*, *Sphagnaceae*, *Grimmiaceae* reduces as compared to the moss flora of the Murmansk region. Some features of structure of different ecological groups and moss distribution over vegetation zones are discussed.

The highest species diversity was registered on roads (60 species), ditches (56), paths (50), sites of bonfires and forest fires (34), trampled down places (31), on sites with single disturbance top (24). Less number of species was found on beds of nurseries and vegetable gardens (11), wooden buildings and bridges, boards (21), trunk bases of introduced trees and shrubs (8) and some others. 10 species (*Ceratodon purpureus*, *Leptobryum pyriforme*, *Bryum caespiticium*, *B. creberrimum*, *Dicranella cerviculata*, *D. subulata*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Sanionia uncinata*) are most active in colonization of anthropogenic habitats. All the species in disturbed habitats are aboriginal mosses (apophytes), with the possible exception of *Funaria hygrometrica.*

УДК 581.824

© М. В. Нилова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ КОРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CAPRIFOLIACEAE* s. l.

M. V. NILOVA. COMPARATIVE BARK ANATOMY OF REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *CAPRIFOLIACEAE* s. l.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Поступила 20.04.1999
Окончательный вариант получен 12.03.2001

Изучена анатомия коры 102 видов из 11 родов семейств *Caprifoliaceae* s. str., *Sambucaceae* и *Viburnaceae*. Сходство анатомического строения представителей этих семейств состоит в наличии у них ситовидных трубок со сложными ситовидными пластинками, волокон протофлоэмы, гетероцеллюлярных лучей, отложении крахмала и масла в клетках тяжевой и лучевой паренхимы. Различия между родами состоят в месте заложения феллогена, наличии и типе строения корки, особенностях строения пробки, характере внутриклеточных включений, строении стереома. Это подтверждает целесообразность разделения *Caprifoliaceae* s. l. на 3 семейства: *Caprifoliaceae* s. str., *Sambucaceae* и *Viburnaceae*.
Ключевые слова: анатомия коры, *Caprifoliaceae*.

Важнейшая проблема современной ботаники состоит в разработке филогенетической системы. Это требует тщательного изучения всех признаков растений, в том числе и с целью выявления новых, нетрадиционных, которые ранее не использовались в систематике. По отношению к деревянистым растениям заслуживают особого внимания анатомические особенности коры. Еще К. Е. Мерклин (1857) указывал на их значимость для классификации древесных растений, но лишь в последние годы таксономическая ценность признаков коры была подтверждена работами отечественных исследователей (Раскатов, 1975; Еремин, 1984; Лотова, 1988; Лотова, Тимонин, 1995, 1997).

Сем. *Caprifoliaceae* (Жимолостные), в котором много декоративных и используемых в медицине растений, представленных разными жизненными формами, привлекло наше внимание отсутствием единого мнения о системе этого семейства (Нилова, 2001).

Анатомия коры представителей сем. *Caprifoliaceae* s. l. изучена слабо. Краткие описания коры отдельных представителей семейства приведены J. Moeller (1882), L. Linsbauer (1896), E. Giger (1913); некоторые особенности отдельных элементов коры у ряда видов отмечены C. Sanio (1860), J. Vesque (1875), А. де Бари (1877), M. H. Douliot (1889), H. Solereder (1899), F. von Schwerin (1909, 1920), L. H. MacDaniels (1918), M. W. Mayberry (1935), K. Esau (1945), W. Holdheide (1951), C. R. Metcalfe, L. Chalk (1950), Y. Waiset, N. Liphschitz (1975), M. Wacowska, J. A. Tarkowska (1983), но все эти данные недостаточны для суждения об общих закономерностях развития и строения коры в пределах всего семейства. В опубликованных нами ранее работах (Лотова, Нилова, 1997, 1998) мы подробно остановились на строении коры *Viburnum* и *Lonicera*.

Цель данной работы состояла в выявлении разнообразия анатомических признаков коры в пределах всего сем. *Caprifoliaceae* s. l. и определении возможности их использования в таксономии.

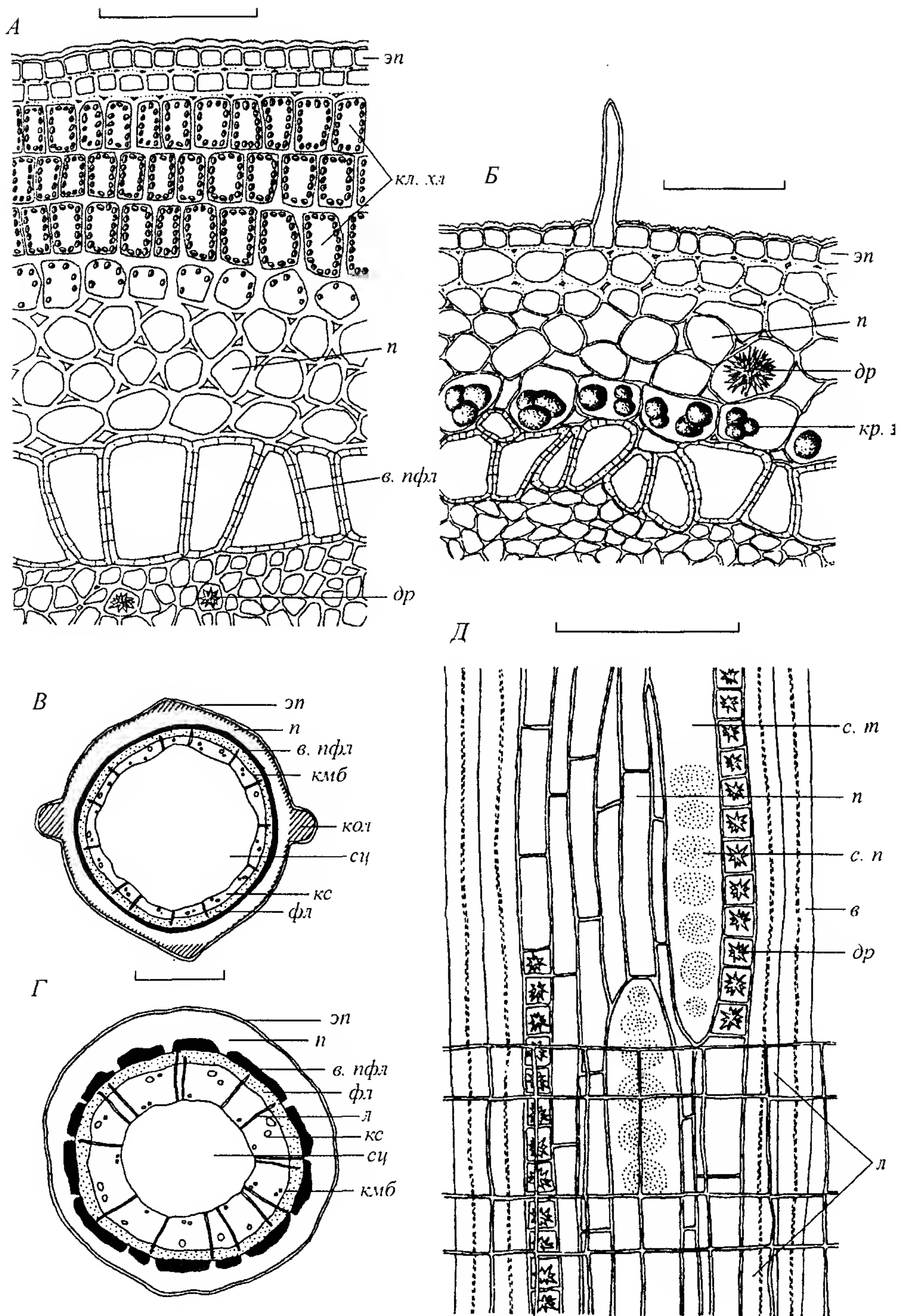


Рис. 1. Схемы строения однолетних стеблей (*В, Г*) и детали строения коры (*А, Б, Д*) на поперечных (*А—Г*) и радиальном (*Д*) срезах.

А — однолетний стебель *Leycesteria formosa* Wall.; *Б* — однолетний стебель *Kolkwitzia amabilis* Graebn. на ранней стадии развития; *В* — *Diervilla rivularis* Gatt.; *Г* — *Abelia triflora* R. Br.; *Д* — проводящая флоэма многолетнего стебля *Lonicera*

Материал и методика

Было изучено анатомическое строение коры однолетних стеблей, многолетних ветвей и стволов 62 видов из 9 родов сем. *Caprifoliaceae* s. str.: *Abelia* R. Br. (5 видов), *Diervilla* Mill. (2), *Dipelta* Maxim. (1), *Kolkwitzia* Graebn., *Leycesteria* Wall. (1 вид, однолетний стебель), *Linnaea* L. (1), *Lonicera* L. (41), *Symphoricarpos* Duham. (4), *Weigela* Thunb. (6); 12 видов рода *Sambucus* L. из монотипного сем. *Sambucaceae* и 28 видов рода *Viburnum* L. из монотипного сем. *Viburnaceae.* Материал для исследования собран в Главном ботаническом саду РАН (ГБС), Ботаническом саду «Белые ночи» (г. Сочи), Ботаническом саду Московского государственного ун-та им. М. В. Ломоносова (МГУ), Ботаническом саду Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева (МСХА), Дендрологическом саду Архангельского ин-та леса и лесохимии, Никитском ботаническом саду (Украина, Крым, Ялта). Образцы коры фиксировали в 70 %-м этаноле.

Исследования коры проведены по стандартной анатомической методике (Прозина, 1960) на поперечных и продольных радиальных и тангентальных срезах. Одревеснение элементов выявляли последовательной обработкой срезов флороглюцином и соляной кислотой, наличие крахмала — раствором йода в водном растворе йодида калия, жировые включения — спиртовым раствором судана III. Измерения проводили окулярным микрометром. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-1. Электронно-микроскопические исследования осуществлены с помощью сканирующего электронного микроскопа HITACHI S-405A в Межфакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ.

Результаты исследования

Сем. Caprifoliaceae s. str.

Все исследованные виды довольно сходны по строению однолетних стеблей. Молодые стебли голые (*Leycesteria*, некоторые виды *Abelia*, *Lonicera*, *Symphoricarpos*, *Weigela*) или опушенные (табл. I, *1*, *2*). Простые 1-клеточные волоски разного размера встречаются у видов *Diervilla*, *Dipelta*, *Linnaea*, *Lonicera*, *Symphoricarpos* и *Weigela*. Волоски распределены по поверхности стебля более или менее равномерно, исключение составляют *Diervilla* и *Weigela*, у которых они расположены только на ребрах (табл. I, *3*). У *Kolkwitzia*, некоторых видов *Abelia* и *Lonicera* наряду с простыми 1-клеточными волосками встречаются и железистые головчатые многоклеточные. Эпидермальные клетки у всех видов мелкие, покрыты кутикулой.

Первичная кора у всех изученных представителей, за исключением *Leycesteria*, узкая, состоящая из 1—2 слоев пластинчатой или уголковой колленхимы и нескольких слоев паренхимы, или только из паренхимы. У *Leycesteria* первичная кора широкая, под эпидермой расположен 1 слой квадратных в поперечном сечении клеток пластинчатой колленхимы, глубже находятся 3—6 слоев крупных, прямоугольных, вытянутых в радиальном направлении клеток хлорофиллоносной паренхимы (рис. I, *А*).

Паренхимные клетки первичной коры могут содержать хлоропласты (многочисленные у *Leycesteria*), крахмальные зерна (очень крупные, диаметром 15—25 мкм, по 2—4 в клетке у *Kolkwitzia* (рис. I, Б)), друзы оксалата кальция (диам. 30—40 мкм, встречаются у всех родов, за исключением *Leycesteria* и *Linnaea*) (табл. I, *4*). У большинства представителей семейства (за исключением *Leycesteria*) первичная кора рано деформируется, ее клетки сминаются и часто заполняются танинами.

..prechtiana Regel. *в. пфл* — волокна протофлоэмы; *др* — друза; *кл. хл* — клетки с хлоропластами; *кмб* — камбий; *кол* — колленхима; *кр. з* — крахмальные зерна; *кс* — ксилема; *л* — луч; *п* — паренхима; *с. п.* — ситовидное поле; *с. т* — ситовидная трубка; *сц* — сердцевина; *фл* — флоэма; *эп* — эпидерма. Масштабная линейка: *А*, *Б*, *Д* — 0.1 мм; *В*, *Г* — 1 мм.

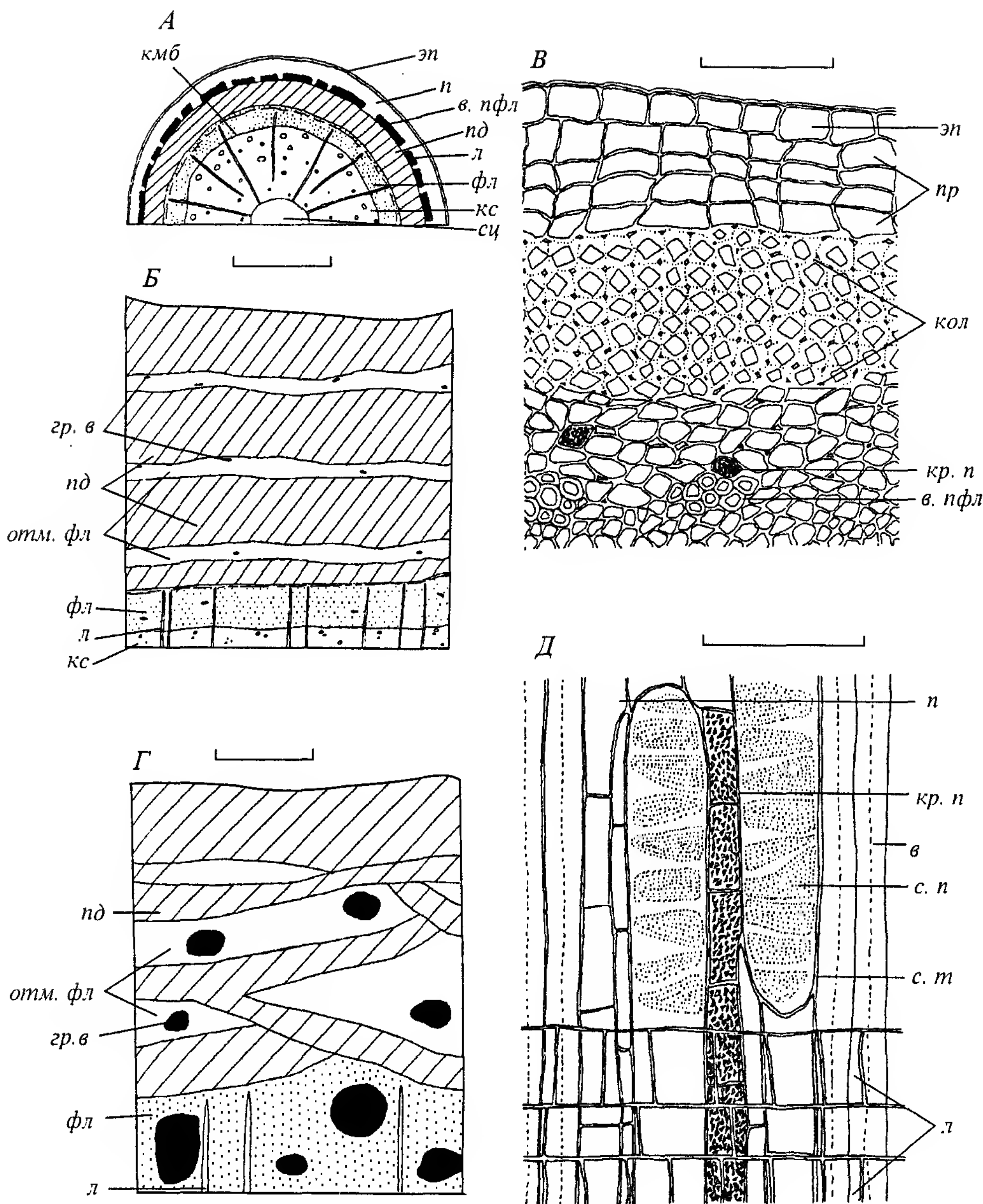


Рис. 2. Схемы строения двулетней (*А*) и многолетних (*Б*, *Г*) ветвей и детали строения коры (*В*, *Д*).

А, *Б* — *Kolkwitzia amabilis*: *В* — однолетний стебель *Sambucus sibirica* Nakai, поперечный срез: *Г* — стволовая часть коры *Sambucus kamtshatica* E. Wolf: *Д* — проводящая флоэма многолетнего стебля *Sambucus sibirica*, радиальный срез. *в. пфл* — волокна протофлоэмы; *гр. в* — группы волокон вторичной флоэмы; *кмб* — камбий; *кол* — колленхима; *кр. п* — кристаллический песок; *кс* — ксилема; *л* — луч; *отм. фл* — отмершие участки вторичной флоэмы; *п* — паренхима; *пд* — перидерма; *пр* — пробка; *с. п* — ситовидное поле; *с. т* — ситовидная трубка; *сц* — сердцевина; *фл* — флоэма; *эп* — эпидерма. Масштабная линейка: *А*, *Б*, *Г* — 1 мм; *В*, *Д* — 0.1 мм.

Проводящие и паренхимные клетки первичной флоэмы недолговечны, к окончанию роста органа они перестают функционировать, отмирают и облитерируются, поэтому первичная флоэма представлена только волокнами. Волокна крупные (средний диам. 0.08 мм), у большинства изученных видов оболочки волокон довольно толстые, у *Leycesteria*, *Linnaea* и нескольких видов *Lonicera* они тонкие. На поперечном срезе в молодых стеблях они составляют сплошное (*Diervilla* (табл. 1, *В*), *Dipelta*, *Kolkwitzia*, *Linnaea*, *Lonicera*, *Symphoricarpos*) или прерывистое (*Abelia* (рис. 1, Г), *Leycesteria*, *Weigela*) кольцо. Узкую (из 1 слоя клеток) зону волокон протофлоэмы имеют *Diervilla*, *Dipelta*, *Kolkwitzia*, *Linnaea* (табл. I, *5*), некоторые виды *Lonicera* и *Weigela*. Наиболее широкая (0.32—0.5 мм) 5—6-слойная зона волокон — у *Lonicera hispida* Pall. ex Schult., *L. kamtschatica* (Sevast.) Pojark. и *L. chrysantha* Turcz. ex Ledeb., у остальных видов она 2—3-слойная (табл. I, *6*).

Вторичная флоэма мелкоклеточная, в однолетних стеблях состоит только из ситовидных трубок с клетками-спутницами и паренхимы. Ситовидные пластинки сложные, ориентированные наклонно, из 6—10 ситовидных полей. Паренхимные клетки содержат капли масла, в них встречаются друзы оксалата кальция (у *Linnaea* их нет). У ряда видов *Symphoricarpos*, и особенно у *Linnaea*, в наружной части флоэмы хорошо развита крахмалоносная паренхима (табл. II, *1*).

Вторичная флоэма многолетних ветвей *Diervilla* и *Linnaea* сходна с флоэмой однолетних. У остальных представителей, кроме проводящих элементов и паренхимных клеток, имеются волокна. У *Dipelta* и *Weigela* волокна редкие, одиночные или собранные в группы (по 2—4), расположенные диффузно. У видов *Abelia*, *Kolkwitzia* и *Symphoricarpos* группы волокон редкие небольшие однослойные, вытянутые в тангентальном направлении. Наиболее крупные и многочисленные группы волокон разных очертаний характерны для *Lonicera* (Лотова, Нилова, 1998), на поперечных срезах они составляют прерывистые или почти непрерывные кольца. У видов *Abelia*, *Dipelta* и *Kolkwitzia* отдельные клетки или почти все клетки 1—2 наружных слоев вторичной флоэмы имеют очень сильно утолщенные, одревесневшие внутренние тангентальные стенки.

У всех изученных родов лучи однорядные, иногда в середине 2-рядные, высотой 5—10 клеток, гетероцеллюлярные, состоящие из стоячих и квадратных в очертаниях клеток (рис. 1, *Д*).

У всех изученных родов феллоген первой перидермы закладывается в первый вегетационный сезон непосредственно под волокнами протофлоэмы (рис. 2, *А*; табл. II, *2*) и откладывает клетки пробки (феллемы) и 1—2 слоя клеток феллодермы. Пробка состоит из 3—6 (у некоторых видов *Abelia* и *Lonicera* — до 12) слоев клеток. У видов *Abelia*, *Diervilla*, *Dipelta*, *Kolkwitzia*, *Linnaea*, *Weigela* и большинства видов *Lonicera* клетки пробки пустые, тонкостенные, квадратные, или прямоугольные, или иных очертаний на поперечных срезах, часто с извилистыми стенками. У всех видов *Symphoricarpos* клетки пробки, за исключением 1—2 внутренних слоев, заполнены танинами. У некоторых видов *Lonicera*, наоборот, танины содержат клетки нескольких внутренних слоев пробки.

Вторая и последующие кольцевые перидермы развиваются у всех исследованных видов, кроме *Linnaea*. У видов *Lonicera* перидермы формируются под слоями волокон. Тонкостенные элементы флоэмы, расположенные между перидермами, отмирают, при этом у *Lonicera* они часто заполняются танинами, у других родов клетки остаются пустыми. Стенки их тонкие, у ряда видов *Abelia*, *Diervilla*, *Dipelta* одревесневшие. У большинства изученных видов число перидерм в корке колеблется от 2 до 5 (рис. 2, *Б*), наружные слои корки слущиваются. Наиболее широкая корка у *Weigela* (число перидерм достигает 12). У некоторых видов *Lonicera* и *Diervilla* на молодых стеблях имеются чечевички, на многолетних стеблях, вследствие развития корки и опадания ее наружных слоев, чечевичек нет.

Сем. Sambucaceae

Анатомическое строение однолетних стеблей и коры многолетних ветвей и стволов у всех представителей довольно сходно.

Однолетние стебли слаборебристые, голые или опушенные простыми одноклеточными очень крупными (дл. до 1.5 мм) волосками (табл. II, *3*). Эпидерма состоит из крупных клеток, покрытых тонкой кутикулой. Первичная кора широкая, состоит из колленхимы с хорошо выраженными уголковыми утолщениями клеточной оболочки (рис. 2, *В*) и паренхимы. У некоторых видов паренхимные клетки содержат крахмальные зерна, танины и оксалат кальция в виде кристаллического песка, представляющего собой тетраэдрические или ромбоэдрические мелкие (наибольшая длина граней 9 мкм) кристаллы (табл. II, *4*).

Первичная флоэма представлена мелкими (0.01—0.035 мм в диам.) волокнами, собранными по 5—16 в группы, к концу первого сезона вегетации оболочки волокон сильно утолщены.

Вторичная флоэма в однолетних стеблях состоит из ситовидных трубок с клетками-спутницами, запасающей и кристаллоносной паренхимы, клетки которой содержат кристаллический песок оксалата кальция. У всех видов, кроме *S. ebulus*, членики ситовидных трубок имеют длинные (до 0.16 мм), наклонные сложные ситовидные пластинки из 8—16 ситовидных полей (рис. 2, *Д*; табл. II, *5*). У *S. ebulus* ситовидные трубки со сложными (из 4—6 ситовидных полей) или простыми ситовидными пластинками.

В однолетних стеблях у всех видов *Sambucus*, за исключением *S. ebulus*, очень рано в субэпидермальном слое в виде вогнутой линзы закладывается феллоген чечевички. Позднее по бокам от него также в субэпидермальном слое закладывается феллоген первой перидермы (рис. 2, *В*; табл. II, *6*). В дальнейшем в многолетних ветвях сначала в первичной коре, затем и во вторичной флоэме развиваются внутренние перидермы и формируется чешуйчатая корка (рис. 2, *Г*).

Кора многолетних ветвей и стволов состоит из корки и широкой зоны вторичной флоэмы, в которой, кроме тонкостенных элементов, имеются многочисленные, очень крупные (до 70 клеток), более или менее округлые в поперечном сечении, диффузно распределенные группы мелких волокон, с очень сильно утолщенными стенками (рис. 2, *Г*; табл. III, *1*).

Лучи гетероцеллюлярные, состоящие из стоячих и лежачих клеток, 3—5-рядные, 10—20-слойные.

В старых ветвях корка толстая, состоящая из 5—7 перидерм с 6—15-слойной пробкой из тонкостенных, прямоугольных, пустых или иногда заполненных танинами клеток. Долго сохраняющаяся первая эпидерма насчитывает до 25 (иногда до 50) слоев клеток пробки. Находящиеся между перидермами омертвевшие участки вторичной флоэмы сложены деформированными, пустыми тонкостенными клетками и группами волокон.

Сем. Viburnaceae

Из всех изученных нами видов строение коры у видов рода *Viburnum* наиболее вариабельно, особенно варьирует строение пробки и стереома вторичной флоэмы (Лотова, Нилова, 1997).

Не закончившие рост однолетние стебли в поперечном сечении округлые или слабо ребристые. У большинства видов стебли голые, у *V. burejaeticum* Regel et Herd., *V. carlesii* Hemsl., *V. harryanum* Rehd., *V. lantana* L., *V. rhytidophyllum* Hemsl., *V. suspensum* Lindl., *V. utile* Hemsl. опушены звездчатыми волосками (табл. III, *2*). Первичная кора состоит из колленхимы и паренхимы, клетки которой нередко содержат крахмал или друзы оксалата кальция. У *V. burejaeticum*, *V. lantana* L. и *V. trilobum* Marsh. выражено крахмалоносное влагалище.

Первичная флоэма у всех видов представлена группами мелких в поперечном сечении волокон, некоторые различия наблюдаются в их числе. Вторичная флоэма в

однолетних стеблях состоит только из проводящих элементов и паренхимных клеток. Ситовидные трубки у всех изученных видов редкие, плохо различимые, имеют сложные ситовидные пластинки с 4—5 ситовидными полями (табл. III, *3*). Паренхима запасающая, а у некоторых видов и кристаллоносная. Оксалат кальция откладывается в виде друз или крупных ромбоэдрических кристаллов с размерами граней 0.02—0.025 мм (табл. III, *4*). У всех видов много клеток, заполненных маслом.

Лучи однорядные (редко в середине двурядные), высотой в 5—16 клеток. Лучи гетероцеллюлярные, состоящие из стоячих и квадратных клеток.

Вторичная флоэма в многолетних ветвях и стволах у ряда видов, наряду с тонкостенными элементами, содержит группы волокон или склереид (табл. III, *5*). По строению стереома коры многолетних ветвей все исследованные виды можно разделить на 4 группы: 1) с волокнами только в протофлоэме (*V. buddleifolium* Wright, *V. cylindricum* Hamilt., *V. dentatum* L., *V. japonicum* (Thunb.) Spreng., *V. lentago* L., *V. molle* Michx., *V. prunifolium* L., *V. recognitum* Fernald, *V. rhytidophyllum*, *V. rigidum* Vent., *V. sargentii* Koehne, *V. sempervirens* Vent., *V. utile*, *V. wrightii* Miq.); 2) с волокнами в протофлоэме и во вторичной флоэме (*V. furcatum* Blume ex Maxim.); 3) с волокнами в протофлоэме и склереидами во вторичной флоэме (*V. atrocyaneum* Hemsl., *V. burejaeticum*, *V. carlesii*, *V. cinnamomifolium* Rehd., *V. davidii* Franch., *V. harryanum*, *V. lantana*, *V. odoratissimum* Ker-Gawl., *V. opulus* L., *V. propinquum* Hemsl., *V. utile*, *V. trilobum*); 4) с волокнами и склереидами, составляющими сплошное 2—3-слойное кольцо в протофлоэме и склереидами во вторичной флоэме (*V. suspensum*).

У всех исследованных видов феллоген закладывается 1 раз в эпидерме (табл. III, *6*). На однолетних стеблях до начала развития поверхностной перидермы появляются чечевички. Феллоген чечевички закладывается в паренхиме первичной коры, затем по бокам от чечевички закладывается феллоген поверхностной перидермы. К концу сезона формируется 1—3-слойная феллодерма и пробка, строение которой как в однолетних, так и в многолетних ветвях у разных видов сильно варьирует. Составляющие пробку клетки более или менее квадратные или сильно вытянутые в радиальном направлении, с ровными или извилистыми, тонкими или сильно утолщенными одревесневшими стенками, пустые или заполненные танинами (Лотова, Нилова, 1997).

Обсуждение результатов

Сравнительно-анатомические признаки коры *Viburnum*, *Sambucus* и представителей сем. *Caprifoliaceae* s. str. демонстрирует таблица.

Простые 1-клеточные волоски встречаются у многих видов *Caprifoliaceae* s. str. и у *Sambucus*, железистые головчатые многоклеточные имеют только некоторые виды *Caprifoliaceae* s. str., звездчатые — виды рода *Viburnum*. Все исследованные роды сходны в строении эпидермы, некоторые различия наблюдаются в размерах слагающих ее клеток и степени развития кутикулы.

Первичная кора хорошо развита у *Sambucus* и *Viburnum*, у видов из сем. *Caprifoliaceae* s. str. она узкая, рано разрушающаяся (исключение составляет род *Leycesteria*). Клетки паренхимы первичной коры часто содержат крахмальные зерна, иногда хлоропласты; в стеблях видов *Sambucus* имеются клетки, содержащие танины. Оксалат кальция откладывается в клетках первичной коры в виде друз у видов *Viburnum* и *Caprifoliaceae* s. str. и в виде кристаллического песка у видов *Sambucus*.

Первичная флоэма у всех изученных видов представлена только волокнами. У *Sambucus* и *Viburnum* волокна мелкие в диаметре, собраны в небольшие группы; протофлоэмные волокна видов *Caprifoliaceae* s. str. крупные в диаметре, широкопросветные, расположенные на поперечном срезе стебля сплошным или прерывистым 1—3 (редко 5—6)-слойным кольцом.

Анатомические признаки коры представителей сем. *Caprifoliaceae* s. str., *Sambucaceae* и *Viburnaceae*

Род	Волоски	Содержимое клеток первичной коры	Протофлоэмные волокна и их расположение	Место заложения первого феллогена	Ситовидные пластинки	Форма отложения оксалата кальция во вторичной флоэме	Стереом	Лучи	Корка
Abelia	1-клеточные простые; многоклеточные железистые головчатые	Друзы, мелкие зерна крахмала	Крупные, образуют 1—2-слойное прерывистое кольцо	Протофлоэма	Сложные, 6—10 ситовидных полей	Друзы	Редкие, диффузно расположенные группы волокон из небольшого числа клеток	1—2-рядные, 5—10-слойные	Кольцевая
Diervilla	1-клеточные простые, расположены на ребрах	То же	Крупные, образуют 1—2-слойное сплошное кольцо	То же	То же	»	—	То же	То же
Dipelta	1-клеточные простые	» »	Крупные, образуют 1-слойное сплошное кольцо	» »	» »	»	Редкие одиночные волокна или группы из 2—4 клеток	» »	» »
Kolkwitzia	1-клеточные простые; многоклеточные железистые головчатые	Друзы, крупные зерна крахмала	То же	» »	» »	»	Редкие, диффузно расположенные группы волокон из небольшого числа клеток	» »	» »
Leycesteria	—	Многочисленные хлоропласты	Крупные, образуют 1-слойное прерывистое кольцо	» »	» »	»	—	» »	» »

Linnaea	1-клсточные простыс	Мслкие зсрна крахмала	Крупныс, образуют 1-слойное сплошное кольцо	» »	Сложныс, 4—5 ситовид-ных полсй	—	—	1-рядныс, 3—5-слойныс	—
Lonicera (Лотова, Нилова, 1998)	1-клсточные простые; многоклеточные жслсзистые головчатые	Друзы, мслкие зсрна крахмала	Крупные, образуют 2—3 (1—6)-слойное сплошнос кольцо	» »	Сложныс, 6—10 ситовид-ных полей	Друзы	Многочисленные разного размера группы волокон, образующис кольца	1—2-рядныс, 5—10-слойныс	Кольцевая
Symphoricarpos	1-клеточные простыс	То же	Крупные, образуют 1—2-слойное сплошнос кольцо	» »	То жс	»	Рсдкие, диффузно расположснные группы волокон из нсбольшого числа клсток	То жс	То же
Weigela	1-клсточные простые, расположены на ребрах	» »	Крупныс, образуют 1-слойное прсрывистое кольцо	» »	» »	»	Редкис одиночныс волокна или группы из 2—4 клеток	» »	» »
Sambucus	1-клеточные простые	Кристалличсский песок, мелкие зерна крахмала, танины	Мелкие, собраны в многочисленные группы	Субэпидермальный слой	Сложные, 10—15 ситовидных полей, у *S. ebulus* сложные с 4—5 ситовидными полями и простыс	Кристаллический песок	Многочислснные крупные диффузно расположенные группы волокон	3—5-рядные, 10—20-слойныс	Чешуйчатая
Viburnum (Лотова, Нилова, 1997)	1-клеточныс звездчатые	Друзы, мелкие зсрна крахмала	То же	Эпидерма	Сложныс, 4—5 ситовид-ных полей	Друзы, ромбоэдричсскис кристаллы	Группы склсрсид, рсдко волокна	1-рядныс, 5—16-слойныс	—

Вторичная флоэма однолетних стеблей всех изученных видов имеет сходное строение. Она состоит из ситовидных трубок с клетками-спутницами, тяжевой запасающей и кристаллоносной и лучевой запасающей паренхимы. Ситовидные трубки имеют наклонные сложные ситовидные пластинки (исключение составляет травянистый вид *Sambucus ebulus*, имеющий наряду со сложными и простые ситовидные пластинки), из 4—5 (*Viburnum* и *Linnaea*), 6—10 (остальные роды *Caprifoliaceae* s. str.) и 10—15 (*Sambucus*) ситовидных полей. Клетки запасающей паренхимы заполнены каплями масла, встречаются зерна крахмала. Клетки кристаллоносной паренхимы содержат оксалат кальция в виде кристаллического песка у *Sambucus*, друз и ромбоэдрических кристаллов у *Viburnum* и только друз у представителей *Caprifoliaceae* s. str.

Во вторичной флоэме многолетних ветвей и стволов у большинства исследованных видов развиты механические элементы. У видов *Sambucus* они представлены многочисленными очень крупными диффузно расположенными группами мелких волокон с сильно утолщенными стенками. У представителей *Caprifoliaceae* s. str. также встречаются волокна (никаких механических элементов нет только у *Diervilla* и *Linnaea*), они или одиночные, или собраны в группы разных очертаний, расположенные диффузно или кольцом (*Lonicera*) на поперечном срезе. У видов рода *Viburnum* наряду с волокнами имеются группы склереид.

Первый феллоген вычленяется из клеток эпидермы (*Viburnum*), в субэпидермальном слое (*Sambucus*), под протофлоэмными волокнами (*Caprifoliaceae* s. str.). В роде *Viburnum* в многолетних ветвях продолжает действовать первый феллоген, у всех остальных родов (кроме *Linnaea*) образуется вторая и последующие перидермы и формируется корка, чешуйчатая — у *Sambucus*, кольцевая — у *Caprifoliaceae* s. str.

Проведенные исследования показали, что изученные роды имеют как общие, так и специфические для каждого из них анатомические признаки. Сходство в строении коры состоит в наличии у всех видов волокон протофлоэмы, которые на поперечных срезах сомкнуты в сплошное кольцо или в той или иной степени разобщены. Ситовидные трубки имеют сложные ситовидные пластинки. У всех изученных видов лучи гетероцеллюлярные. Часто встречаются отложения в клетках танинов, крахмала и масла. По всем остальным показателям исследованные роды составляют 3 неравные группы, рассматриваемые многими ботаниками в ранге семейств: *Caprifoliaceae* s. str., *Sambucaceae* и *Viburnaceae*, каждое из которых имеет комплекс анатомических признаков коры высокого таксономического «веса».

В целом сем. *Caprifoliaceae* s. str. характеризуется узкой зоной первичной коры: широкопросветными волокнами протофлоэмы, расположенными в виде прерывистого или сплошного кольца, под которым закладывается первый феллоген; формированием кольцевой корки как результата деятельности многократно закладывающихся феллогенов. Лучи 1—2-рядные. Стереом вторичной флоэмы представлен только волокнами. Оксалат кальция откладывается только в виде друз.

Особняком в семействе стоит *Linnaea borealis* L. — маленький стелющийся северный кустарничек. Отсутствие во вторичной флоэме одревесневших элементов, однослойность кольца волокон протофлоэмы и их тонкостенность, безусловно, способствуют гибкости стебля. Своеобразие линнеи состоит и в отсутствии в клетках друз оксалата кальция, свойственных остальным родам семейства, и в однократном заложении феллогена, и, следовательно, отсутствии корки.

Отличительными признаками сем. *Sambucaceae* следует считать широкую первичную кору с хорошо развитой уголковой колленхимой, наличие отдельных групп мелких волокон первичной флоэмы, отложение оксалата кальция в виде кристаллического песка, 3—5-рядные лучи, наличие во вторичной флоэме многолетних ветвей и стволов диффузно расположенных, многочисленных крупных групп волокон, субэпидермальное заложение первого феллогена, формирование чешуйчатой корки. Как и у остальных исследованных родов, ситовидные трубки *Sambucus* имеют сложные ситовидные пластинки. Исключение составляет единственный из всех изученных нами представителей сем. *Caprifoliaceae* s. l. травянистый вид *S. ebulus*, у

которого наряду со сложными встречаются и простые ситовидные пластинки. Согласно исследованиям A. F. Hemenway (1913), простые ситовидные пластинки свойственны только травянистым растениям. Впоследствии было показано (MacDaniels, 1918), что их имеют и многие древесные растения, однако наличие сложных ситовидных пластинок у травянистых растений — большая редкость. В данном случае этот факт свидетельствует, вероятно, о том, что в этом семействе травянистая жизненная форма вторична по сравнению с древесной.

Сем. *Viburnaceae* характеризуется наличием групп мелких протофлоэмных волокон, отложением оксалата кальция как в виде друз, так и в виде ромбоэдрических кристаллов, наличием во вторичной флоэме групп склереид, однократным заложением феллогена в эпидерме, отсутствием корки.

Таким образом, на основании полученных нами результатов можно говорить о довольно серьезных различиях в анатомическом строении коры родов *Sambucus* и *Viburnum* между собой и остальными представителями *Caprifoliaceae* s. l., что служит одним из подтверждений мнения А. Л. Тахтаджяна (1987) о выделении *Sambucus* и *Viburnum* в ранги самостоятельных монотипных семейств, относимых им в дальнейшем к разным порядкам (Takhtajan, 1997).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Де Бари А. Сравнительная анатомія вегетативныхъ органовъ явнобрачныхъ и папоротникообразныхъ растеній. СПб., 1877. 699 с.

Еремин В. М. Сравнительная анатомия коры сосновых: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Кишинев, 1984. 47 с.

Лотова Л. И. Анатомия коры как таксономический признак растений. Тез. докл. VIII съезда ВБО. Алма-Ата, 1988. С. 388—389.

Лотова Л. И., Нилова М. В. Анатомия коры видов рода *Viburnum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 1. С. 53—57.

Лотова Л. И., Нилова М. В. Анатомия коры видов рода *Lonicera* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 1. С. 43—48.

Лотова Л. И., Тимонин А. К. О таксономическом значении анатомических признаков коры в семействе *Betulaceae* s. l. // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 39—49.

Лотова Л. И., Тимонин А. К. Определение древесных пород по анатомическим признакам древесины и коры. М., 1997. 40 с.

Мерклин К. Е. Анатомия коры и древесины стебля разных лесных дерев и кустарников России. СПб., 1857. 101 с.

Нилова М. В. История таксономического изучения семейства *Caprifoliaceae* // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 65—73.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 205 с.

Раскатов П. Б. Кора дерева как объект анатомического исследования // Лесная геоботаника и биология древесных растений. Брянск, 1975. С. 131—135.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Douliot M. H. Recherches sur le périderme // Ann. Sci. Nat. Bot. 1889. Vol. 10. P. 325—395.

Esau K. Vascularization of the vegetative shoots of *Helianthus* and *Sambucus* // Amer. Jour. Bot. 1945. Vol. 32. N 1. P. 18—29.

Giger E. Linnaea borealis L., eine monographische Studie // Beih. Bot. Centralbl. 1913. Bd 30. Abt. 2. S. 1—78.

Hemenway A. F. Studies on the phloem of the dicotyledons. II. The evolution of the sieve-tube // Bot. Gaz. 1913. Vol. 55. N 3. P. 236—243.

Holdheide W. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden // H. Freud ed. Handbuch der Mikroskopie in der Technik. 1951. Vol. 5. Part 1. S. 193—367.

Linsbauer L. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Caprifoliaceen // Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 1896. Bd 45. S. 43—68.

MacDaniels L. H. The histology of the phloem in certain woody angiosperms // Amer. Jour. Bot. 1918. Vol. 5. N 7. P. 347—378.

Mayberry M. W. Comparative anatomical research within the genus *Lonicera* // Univ. Kan. Sci. Bul. 1935. Vol. 22. N 2. P. 27—53.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. 2 vols. Oxford, 1950. Vol. 2. P. 752—758.

Moeller J. Anatomie der Baumrinden. Berlin, 1882. 446 S.

Sanio C. Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung des Korkes // Jahrb. Wissens. Bot. 1860. Bd 2. S. 39—108.

Schwerin F. von. Monographie der Gattung *Sambucus* // Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. 1909. N 18. S. 1—56.

Schwerin F. von. Revisio generis *Sambucus* // Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. 1920. N 29. P. 194—231.

Solereder H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899. 984 S.

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. N. Y., 1997. 643 p.

Vesque J. Memoire sur l'anatomie de l'écorce // An. Sci. Nat. Bot. 1875. Sér. 6. T. 2. P. 82—198.

Wacowska M., Tarkowska J. A. Ontogenesis and structure of phelloid in *Viburnum opulus* L. // Acta Soc. Bot. Polon. 1983. Vol. 52. N 2. P. 107—114.

Waiset Y., Liphschitz N. Sites of phellogen initiation // Bot. Gaz. 1975. Vol. 136. N 2. P. 146—150.

SUMMARY

The bark anatomy of 102 species of *Caprifoliaceae* s. str., *Sambucaceae* and *Viburnaceae* was studied. Similarity between the representatives of these 3 families lies in the presence of sieve tubes with complex sieve plates, presence of the primary phloem fibers and the heterocellular rays, storage of tannins, starch and oil in the ray and bundle parenchymal cells. Difference between them is in the type of the phellogen appearance (anlage), the presence and the structure type of rhytidome and phellem, the structure of stereome, type of intercellular crystal inclusions. Our study has supported the validity of subdivision of *Caprifoliaceae* s. l. into 3 families: *Caprifoliaceae* s. str., *Sambucaceae* and *Viburnaceae*.

УДК 581.8:582.635.5

© Т. И. Кравцова

СТРОЕНИЕ ПЕРИКАРПИЯ В ТРИБЕ *URTICEAE* (*URTICACEAE*) В СВЯЗИ С ЕЕ СИСТЕМАТИКОЙ

T. I. KRAVTSOVA. PERICARP STRUCTURE IN THE TRIBE *URTICEAE* (*URTICACEAE*) IN RELATION TO ITS SYSTEMATICS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 Санкт-Петербург, ул. проф. Попова 2, факс: (812)234 45 12
Поступила 26.06.2000

Строение перикарпия изучено у 51 вида из 9 родов трибы *Urticeae* (кроме рода *Urtica*, исследованного ранее (Кравцова, Гельтман, 1994)). Выяснено, что в трибе преобладает перикарпий типа Urtica варианта Urtica с гидроцитами в 2 наружных слоях, а также сходный с этим типом, имеющий большее число клеточных слоев и, нередко, больше танинов в мезокарпии. В роде *Dendrocnide* найдено значительное разнообразие строения перикарпия, различающегося у видов по толщине, величине клеток, числу слоев и гистологической дифференциации. Рассмотрены возможные направления эволюции перикарпия в трибе *Urticeae*. Полученные данные сопоставлены с представлениями о ее систематике и филогении. Они не дают основания для выделения подтриб и указывают на целесообразность пересмотра границ и объема родов *Urtica*, *Urera* и *Laportea*.
Ключевые слова: *Urticeae*, *Urticaceae*, плод, сравнительная анатомия, перикарпий.

Триба *Urticeae* включает 10 родов и около 155 видов (по: Friis, 1989) в основном травянистых растений, имеющих жгучие волоски; у *Gyrotaenia* они отсутствуют, как предполагается, вторично (Friis, 1989). Большинство родов — тропические, *Laportea* и *Girardinia* заходят в Северном полушарии в области с умеренным климатом, где преимущественно распространен самый многочисленный род *Urtica*. Система трибы после монографической работы H. A. Weddell (1856—1857) в целом не пересматривалась. Тем не менее взаимоотношения между родами по-разному понимаются различными авторами. Weddell (1856—1857, 1869) и J. Hutchinson (1967) по макроморфологическим признакам (в том числе форме плода — прямой, а не косой) сближают роды *Urtica*, *Hesperocnide* и *Nanocnide*, это подтверждается результатами изучения морфологии пыльцевых зерен (Sorsa, Huttunen, 1975). W.-L. Chew (1969b), однако указывает на родство *Nanocnide* с родом *Laportea*. Проведя ревизию родов *Fleurya* и *Laportea*, Chew (1965, 1969a, b) предложил восстановить род малезийских деревьев *Dendrocnide* Miq., включенный Weddell в род *Laportea* в качестве секции, а также род *Discocarpus* Liebm. (центрально-американских деревьев) под новым названием *Discocnide* Chew, указав на значительные различия между 3 родами по жизненной форме, строению прилистников, цветоножке пестичных цветков и плодов. Кроме того, он объединил роды *Fleurya* и *Laportea* (в новом объеме), с чем согласен также J. Leandri (1961), давший обработку семейства *Urticaceae* для «Flore de Madagascar». I. Friis произвел ревизию родов *Girardinia* (1981) и *Obetia* (1983), при этом он включил в последний один из видов рода *Urera*, систематика которого, по его мнению, недостаточно разработана.

Анатомически плоды представителей трибы мало изучены, за исключением рода *Urtica* (не включенного в данную статью), в котором развитие и строение перикарпия исследовались и уточнялись нами и другими авторами неоднократно, с использованием различных методик (Kraus, 1866—1867, цит. по: Harz, 1885; Артюшенко,

Коновалов, 1951; Кравцова, 1993; Кравцова, Гельтман, 1994; Яковлева, Кравцова, 1999). Настоящая работа является продолжением сравнительно-анатомического исследования плодов в сем. *Urticaceae* (Кравцова, 1992, 1993, 1995, 1997). Ее целью является изучение строения перикарпия в трибе *Urticeae* и использование не известных ранее признаков для решения вопросов ее систематики и филогении.

Материал и методика

Изучен 51 вид (не считая рода *Urtica*, исследованного ранее (Кравцова, Гельтман, 1994)). Материалом для настоящего исследования послужили зрелые плоды, полученные из Гербариев: Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE), Королевских ботанических садов в Кью (K), Государственного Гербария в Лейдене (L), Национального Ботанического сада им. д-ра Р. М. Москосо Доминиканской республики (JBSD), Ин-та ботаники Китайской АН (PE) и оранжерей Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова, по обмену семян, а также собранные некоторыми русскими и зарубежными ботаниками.

Изученные образцы

Dendrocnide Miq. Изучен 21 вид из 36. ***D. carriana*** Chew: Indonesia, Bali, Kastermans et al., KK + SS 129 (K); New Guinea, J. J. Havel et A. Kairo NGF. 17282 (L); ***D. cordata*** (Warb. ex Winkl.) Chew: Moluccas, Teninber Isl., P. Buwalda 4292 (K); New Guinea, P. J. Darbyshire 629 (L); ***D. elliptica*** (Merr.) Chew: N. Borneo, W. Meijer SAN 26442 (L); ***D. excelsa*** (Wedd.) Chew: Queensland, N. S. Wales, C. T. White 12781 (K, LE); ***D. harweyi*** (Seem) Chew: Fiji, A. C. Smith 45 (K); ***D. latifolia*** Gaud.: Santa Isabel, P. F. Hunt 2906 (K); Solomon Isl., New Georgia Isl., A. W. Cowmeadow et R. Teona 1351P 2518 (L); ***D. meyeniana*** (Walp.) Chew f. ***meyeniana***: Philippines, A. Loher 6892 (K); Philippines, M. D. Sulit 11692 (L); ***D. microstigma*** (Gaud. ex Wedd.) Chew: Indonesia, W. Sumbawa, Kasteremans 18359 (L); ***D. moroides*** (Wedd.) Chew: оранжереи Ботанического ин-та РАН; ***D. nervosa*** (Winkl.) Cew: New Guinea, Henty et Sayers NGF 20572 (K); New Guinea T. G. Hartle NTGH 9946 (L); ***D. oblanceolata*** (Merr.) Chew: Sarawak, P. S. Ashton S. 16719 (K); N. Borneo, J. Ampuria 41510 (L); ***D. peltata*** (Bl.) Miq. var. ***peltata***: Christmas Isl., B. A. Mitchell 154 (K); ***D. rechingeri*** (Winkl.) Chew: New Guinea, J. E. Blebbn. 610 (K); ***D. schlechteri*** (Winkl.) Chew: New Guinea, J. Buderus NGF. 24077 (K); New Guinea, C. D. Sayers NGF 19509 (L); ***D. sinuata*** (Bl.) Chew: Malaya, Perak, B. Mollesworth 4879 (LE); Sumatra, R. Sitoroes 5309 (LE); ***D. solomonensis*** (Rech.) Chew: Solomon Islands, T. C. Whitemore BSIP 1310 (K); ***D. stimulans*** (L. f.) Chew: Siam, A. F. G. Kerr (K); S. Sumatra, P. Buwalda 7581 (L); ***D. subclausa*** (Robins.) Chew: Philippines, A. D. E. Elmer 17912 (K); ***D. ternatensis*** (Miq.) Chew: Moluccas, P. J. Eyma 3218 (K, L); ?***D. venosa*** Chew: Philippines, H. S. Yates 25532 (K); ***D. vitiensis*** Seem.: Fiji, Ba, D. Koroiveibau 14176 (K); Samoa Isl., Reinecke 81 (L);

Discocnide Chew: 1 вид. ***D. mexicana***: Mexica. M. Bourgeau 2280 (LE);

Girardinia Gaud. Изучено 2 вида из ?2 — 3. ***G. diversifolia*** (Link) Friis: Herb. Horti Calcutensis N17, Upper Burma, near Shan, II 1892, Abdul Huk. (LE); Abissinia, M. W. Schimper 816 (LE); и др.; ***G. septentrionalis*** Grudz.: Hortus Bot. Pekinensis; Д. В., заповедник «Кедровая падь», 12 IX 1988, В. Н. Ворошилов (Гербарий Биолого-почвенного ин-та, ДВ отделение РАН) и др.;

Gyrotaenia Griseb. Изучен 1 вид из 4. ***G. myriocarpa*** Griseb.: Cuba, C. Wright 531 (LE); ***G. sp.***: Dominic Republic, Zanoni 39183 (JBSD);

Hesperocnide Torr. et Gray. Изучен 1 вид из 2. ***H. tenella*** Torr.: USA, California, Oakland, VII 1881, M. E. Jones, б/№ (LE); USA, «Flora of Sequoia region» N 423 (LE);

Laportea Gaud. (incl. *Sceptrocnide* Maxim. et *Fleurya* Gaud.). Изучено 11 видов из 21.

Sect. *Laportea*. ***L. alatipes*** Hk. f.: Uganda, T. D. Maitland 1054 (K); Kenya, R. A. Geesteranus 6241 (L); ***L. amberana*** (Baker) Leandri: Madagascar, M. G. Cours 2159 (K); Madagascar, Ch. d' Alleizette 300650 (L); ***L. bulbifera*** L.: Россия, Дальний Восток, между дер. Варфоломеевой и Гугуевкой, Д. Воробьева 251 (LE); Korea, Prov. Kenge, 16 VIII 1927, V. L. Komarov, б/№ (LE); (=*L. terminalis* Wight) India, Sikkim, C. B. Clarke 36554 (LE); ***L. canadensis*** L.: USA, Minnesota, A. P. Anderson (LE); Montreal, F. M. Victorin 28448 (LE); ***L. disepala*** (Gagn.) Chew: Thailand, J. F. Maxwell 75—727 (L); ***L. perrieri*** Leandri: Madagascar, M. G. Cours 5449 (K);

Sect. *Fleurya*. ***L. aestuans*** (L.) Chew: Brazil, L. Ridel 1290 (LE); Abyssinia, G. Schweinfurth, D. Riva N 475 (LE) и др.; ***L. grossa*** (Wedd.) Chew: Africa, Drege 3865 (LE) и др.; ***L. interrupta*** (L.) Chew: Herb. Hort. Bot. Calcutensis (LE); Flora of Indo-China, Hue and Vicinity, R. W. Squires 45 (LE); Philippines, Herb. Fischer N 722 (LE) и др.; ***L. macrostachya*** (Maxim.) Ohwi: from Botanical Garden Tonoku University, Japan; ***L. ruderalis*** (Forst. f.) Chew: Ins. Romanzoff, A. Chamisso, б/№ (LE);

Nanocnide Blume. Изучены оба вида. ***N. japonica*** Blume: Japan, C. Hoshu, H. Ohashi et al., 401 (LE); China, N. Guigzhou 774 (PE); ***N. lobata*** Wedd.: China, Anhui Prov., K. C. Kuan 75078 (PE);

Obetia Gaud. Изучено 5 видов из 6. ***O. aldabrensis*** Friis: Aldabra, Renvoize 1357 (K); ***O. carruthersiana*** (Hiern) Rendle: S. W. Africa, Strey 2681 (K); ***O. ficifolia*** (Savigny) Gaud.: Flora von Central Madagascar

№ 3581, 18 VIII 1880, leg. J. M. Hildebrandt (LE); ***O. radula*** (Baker) Jackson: Madagascar, Baron 3558 (K); Kenya, Gardner 2963 (K); ***O. tenax*** (N. E. Brown) Friis: Mozambique, Souza 3820 (K); Natal, Killick 682 (K);

Urera Gaud. Изучено 7 видов из 35. ***U. alceaefolia*** Gaud.: S. America, Herb. Fischer 134 (LE); Panama, W. G. D' Arcy 10995 (LE) и др.; ***U. baccifera*** Gaud.: Cuba, Rugel 254 (LE); оранжереи Ботанического ин-та РАН; ***U. caracasana*** (Jacq.) Griseb.: Panama, 1 III 1967, D. G. Kozlovsky, б/№ (LE) и др.; ***U. hypselodendron*** (Hochst) Wedd.: Congo Belgicae, A. Vuton 826 (K); Kenya, R. A. Maas Geesteranus 4794 (L) и др.; ***U. kaalae*** Wawra: Australia, Escholtz (LE); ***U. kameroonensis*** Wedd.: Zaire, S. Lisowski 16982 (K); ***U. sandwiciensis*** Wedd.: Hawaiian Isl., Kauai, A. A. Heller 2605 (LE); Plants of Hawaii, Chamisso 273 (LE) и др.

Методика исследования изложена в публикации по роду *Urtica* (Кравцова, Гельтман, 1994). Рисунки и описания перикарпия сделаны преимущественно на латеральных сторонах в средней части плода.

Результаты исследования

Морфология плода

Плоды (табл. I, *1—26*) большей частью мелкие, ореховидные, голые (*Discocnide*, *Gyrotaenia*, *Girardinia*, некоторые виды *Dendrocnide* и *Laportea*) или антокарпии (*Hesperocnide*, *Nanocnide*, *Obetia*, *Urera*, *Urtica*, некоторые виды *Dendrocnide* и *Laportea*), снабженные 4-мерным, редко трубчатым околоцветником из разросшихся свободных или более или менее сросшихся листочков. В родах *Dendrocnide* и *Laportea*, согласно Chew (1969a, b), имеются плоды обеих категорий, и можно наблюдать постепенный переход от плодов с околоцветником в виде крошечной купулы до почти полностью покрытых его разросшимися латеральными листочками. Сохраняющийся околоцветник в основном сухой, пленчатый, часто свободный, у *Hesperocnide* (табл. I, *22a*) плотно прилегающий, у *Obetia* его латеральные листочки значительно превышают собственно плоды и образуют крылья диаспоры (рис. 1, *1*). В роде *Urera* из околоцветника формируется сочный ярко окрашенный дополнительный покров плода (рис. 1, *2*), что является, очевидно, приспособлением к эндозоохории. В роде *Dendrocnide* (Chew, 1969a) мясистый покров и придаток плода имеют другую морфологическую природу, они образованы разросшейся плодоножкой (рис. 1, *3*) или мясистым цветоложем, почти полностью окружающим плод. У некоторых видов (например, *D. moroides*) разрастание плодоножки способствует агрегации плодов, находящихся в пучках, и образованию плотных соплодий, представляющих собой морфофункциональное целое (compound fruit по R. J. Spjut, 1994). У *Gyrotaenia* соплодие такого рода образовано мясистой осью соцветия (рахисом) или цветоложем. Согласно классификации R. W. Spjut (1994), в трибе *Urticeae* имеются следующие типы плода: Achene, Drupe (у некоторых видов рода *Dendrocnide*), Pseudodrupe, Diclesium, Glans, Glandosum, Samara, Pseudosamara, Sorosus.

Собственно плоды (без дополнительного покрова из околоцветника) мелкие, 0.6—6.5 мм дл., 0.4—5.5 мм шир., и 0.2—3.0 мм толщ., наиболее крупные у *Discocnide* (табл. I, *15*) и некоторых видов рода *Dendrocnide*, наиболее мелкие у *Gyrotaenia* (табл. I, *18*). Они более или менее симметричные или асимметричные со сдвинутыми в сторону одного ребра рыльцем и ножкой, в разной степени уплощенные (часто больше по краям), у *Discocnide* плоские, в сечении, как правило, эллиптические (табл. I, *25, 26*), с ребрами от слабо выраженных до сильно выступающих, толстых округлых или острых, у крупных плодов некоторых *Dendrocnide* — широкие плоские с продольной бороздой, в родах *Discocarpus*, *Laportea* и *Obetia* по краю иногда с пленчатым крылом или каймой (табл. I, *14, 24*), разнообразных очертаний — в основном яйцевидные и эллиптические (от узких до широких), реже округлые, полукруглые, продолговатые и другой формы. Верхушка — с сохраняющимся рыльцем различной формы (Chen, 1985), нередко крючковидная с согнутым линейным рыльцем; основание часто с ножкой, особенно длинной у видов рода *Laportea* (табл. I, *10, 13*), иногда косо направленной или имеющей вид валика, реже усеченное, округлое или выемчатое. Поверхность плода обычно бугорчатая (от точечно- до

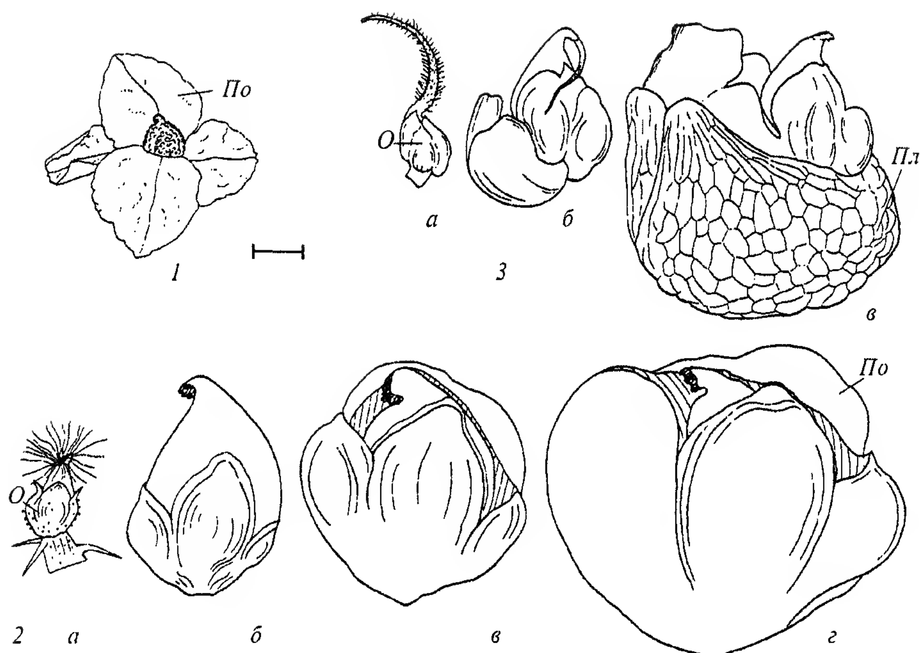


Рис. 1. Внешний вид и развитие плода у представителей трибы *Urticeae*.

1 — *Obetia radula*, *2* — *Urera baccifera* (*а* — пестичный цветок, *б*, *в* — молодые плоды на разных стадиях развития дополнительного покрова, *г* — зрелый плод), *3* — *Dendrocnide moroides* (*а* — пестичный цветок, *б* — развивающийся плод, *в* — зрелый плод с разросшейся плодоножкой); *О* — околоцветник, *Пл* — плодоножка, *По* — дополнительный покров плода из околоцветника. Масштабная линейка — 1 мм.

крупнобугорчатой) и бородавчатая, реже ровная, иногда крупножилковатая и бородавчатая (*Dendrocnide nervosa*, табл. I, *7*), бородавчато-сетчатая (*Laportea alatipes*, табл. I, *10, 11*), пупырчатая (*Hesperocnide*, табл. I, *22б, 23*). Ультраскульптура поверхности нередко мелкосетчатая или мелко- и неглубокоячеистая. По цвету плоды в основном коричневые разных оттенков (от желтоватых до черноватых), нередко с выделяющимися по цвету ребрами, ножкой и бугорками или темными красноватыми крапинками на вершинах бугорков, в основном матовые и со слабым блеском. Рубчик большей частью ямчатый, от округлого до продолговатого и линейного. В родах *Nanocnide*, *Obetia*, *Laportea* плоды имеют приподнятые боковые стороны (иногда вогнутые) с бугорчатой или бородавчатой скульптурой, отграниченные от ребер кольцевым или треугольным валиком либо пленчатой каймой.

Как отметил A. R. Bechtel (1921), завязь представителей трибы *Urticeae* снабжена либо 2 почти одинаково развитыми проводящими пучками (*Urtica*), либо один проводящий пучок (по мнению Bechtel принадлежащий стерильному плодолистику) редуцирован (*Laportea*). Нами выяснено, что в зрелых плодах у представителей родов *Discocnide*, *Girardinia*, *Gyrotaenia*, *Hesperocnide*, *Urtica*, в секции *Laportea* рода *Laportea* и у большинства видов рода *Dendrocnide* оба ребра в средней части плода снабжены проводящим пучком (иногда проводящие пучки неравные), а в родах *Nanocnide*, *Obetia*, в секции *Fleurya* рода *Laportea* и большинстве видов рода *Urera* — одно ребро. Оба варианта и постепенная редукция одного проводящего пучка с уменьшением величины плода наблюдаются в родах *Dendrocnide* и *Urera*.

Анатомия перикарпия

Перикарпий (рис. 2—6, табл. II) 13—610 мкм толщ., 4—17-слойный, дифференцирован на экзо-, мезо- и эндокарпий, нередко легко расслаивается по внутреннему

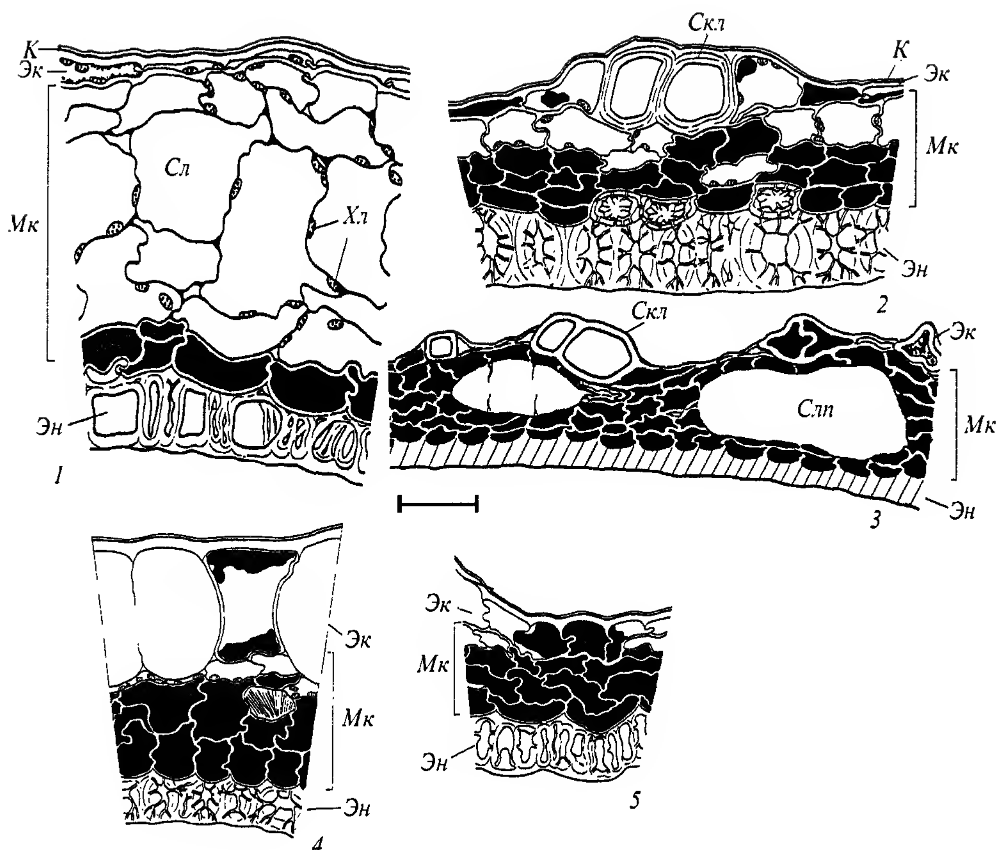


Рис. 2. Строение перикарпия в роде *Dendrocnide* на поперечном срезе.

I. Секция *Dendrocnide*. *1* — *D. oblanceolata*, *2* — *D. elliptica*, *3* — *D. meyeniana* f. *meyeniana*, *4* — *D. venosa*, *5* — *D. subclausa*; *К* — кутикула, *Мк* — мезокарпий, *Скл* — склереиды экзокарпия, *Сл* — слизевая клетка, *Слп* — слизевая полость, *Хл* — хлоропласты, *Эк* — экзокарпий, *Эн* — эндокарпий; танины в полости клеток показаны черным, в клеточной оболочке — точками. Масштабная линейка: *6а* — 0.5 мм, другие — 0.05 мм. II. Секция *Sarcopus*. *6а, б* — *D. sinuata* (*а* — схема поперечного среза плода, *б* — фрагмент перикарпия), *7* — *D. nervosa*, *8* — *D. ternatensis*, *9* — *D. vitiensis*, *10* — *D. harweyi*, *11* — *D. solomonensis*, *12* — *D. carriana*, *13* — *D. excelsa*, *14а, б* — *D. moroides*.

слою мезокарпия, обычно кристаллоносному (табл. II, *1*), у некоторых видов рода *Dendrocnide* — паренхимному, расположенному на месте кристаллоносного слоя (табл. II, *2*) или выше него (табл. II, *3*), на наружную паренхимную часть и внутреннюю склеренхимную. Последняя («косточка») состоит из эндокарпия и фрагментов клеток прилегающего слоя. В тканях перикарпия часто можно предполагать наличие кремнезема, для идентификации которого необходимо специальное гистохимическое исследование.

Экзокарпий большей частью 1-слойный слизесодержащий (у некоторых видов рода *Urera* 2-слойный экзо-мезокарпий), образован чередующимися клетками 2 типов — в основном преобладающими слизевыми (со слизью в клеточной полости) и не содержащими слизи, таниновыми и/или с неравномерно утолщенной оболочкой, часто с утолщениями на радиальных стенках (далее — РС) в виде вертикальных тяжей. Редко экзокарпий пленчатый, у некоторых видов рода *Dendrocnide* — с отдельными склереидами. Мезокарпий преимущественно 2-слойный, дифференцированный на наружный паренхимный слой (редко танинсодержащий или склеренхимный) и внутренний кристаллоносный (отсутствует у *Girardinia* и некоторых видов

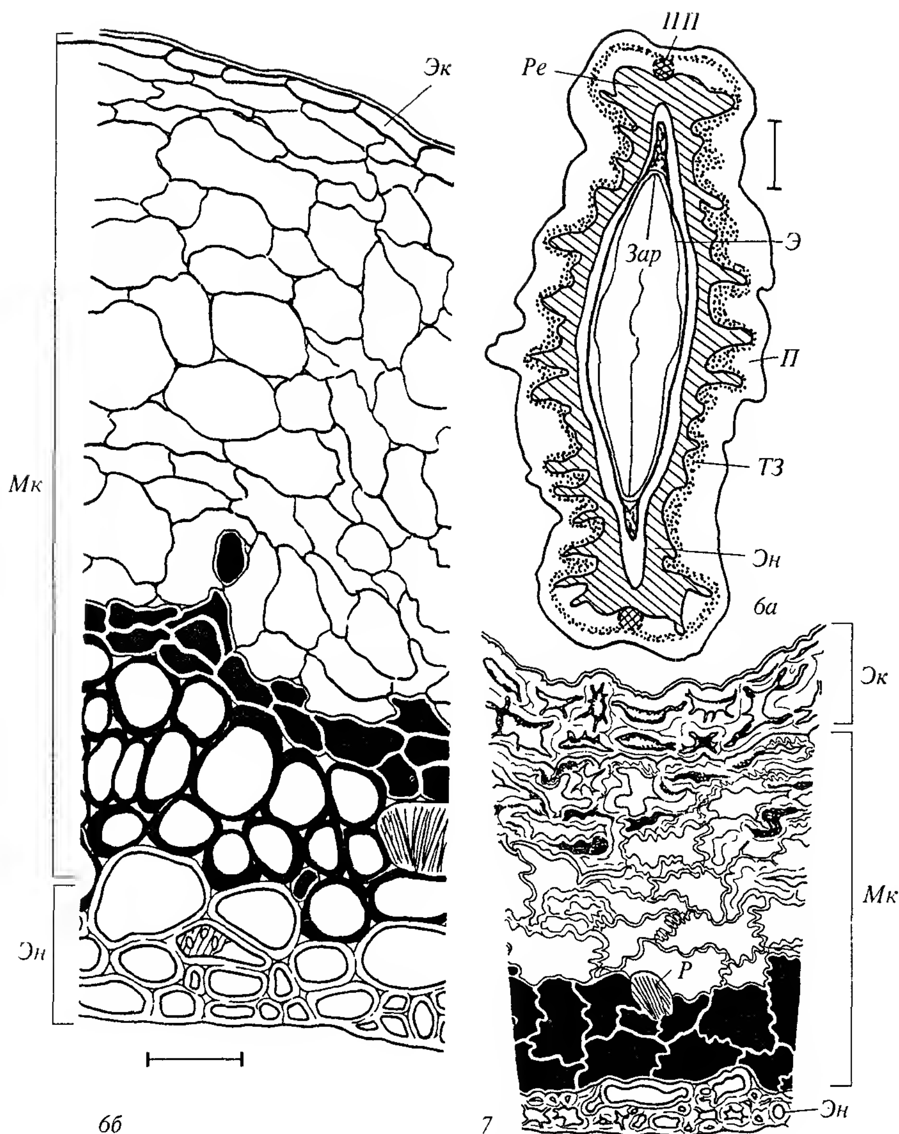


Рис. 2 (*продолжение*).

Dendrocnide и *Laportea*). В родах *Dendrocnide* и *Urera* он состоит в основном из бо́льшего числа (до 15) различным образом дифференцированных слоев, иногда со слизевыми клетками, часто с танинсодержащей зоной. Основная черта кристаллоносного слоя — наличие друз оксалата кальция в клетках с утолщенными и лигнифицированными внутренней тангентальной стенкой (далее ВТС) и РС. Эти клетки септированные (Кравцова, Яковлева, 1997; Яковлева, Кравцова, 1999): над друзой образуется дополнительная перегородка, отделяющая верхнюю более или менее тонкостенную часть клетки, в которой может накапливаться содержимое другого химического состава. Эндокарпий ровный или складчатый, образован 1, редко 2—7 слоями лопастных в очертании склереид (рис. 6) с извилистыми РС, у *Girardinia* — макросклереидами.

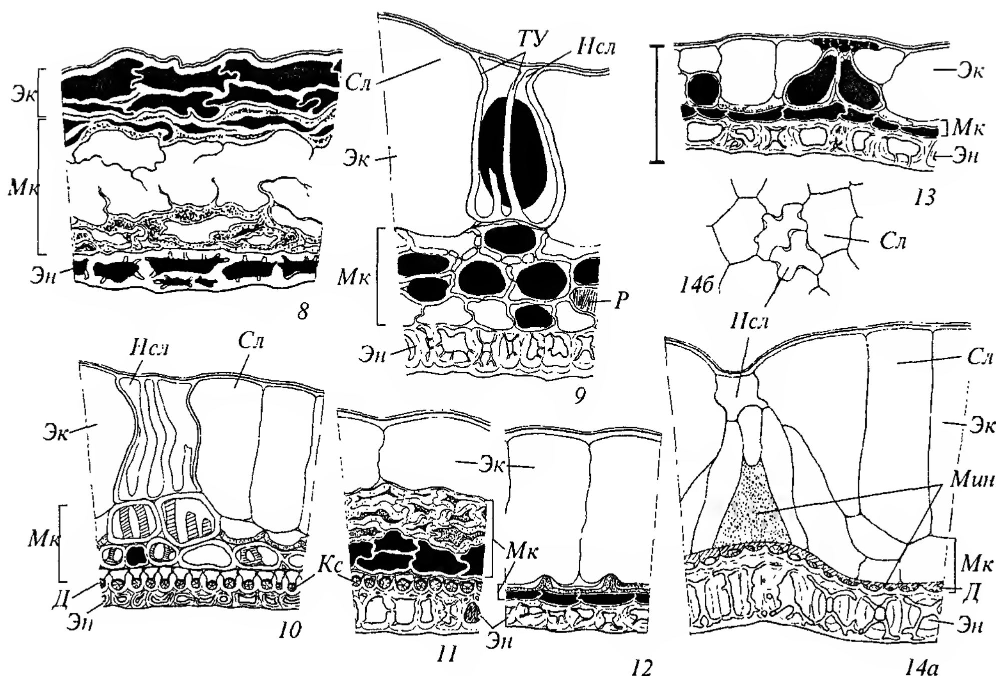


Рис. 2 (*продолжение*).

Гистология рельефа различна. Крупные бугорки, бородавки и гребни (табл. I, *3, 4, 7, 8, 16*) возникают за счет радиального разрастания склереид эндокарпия (*Dendrocnide sinuata*, рис. 2, *6а*), таниновых клеток мезокарпия (*D. excelsa*, рис. 2, *13*; *D. nervosa*), чаще же за счет большей высоты клеток всех или нескольких слоев (в том числе неслизевых в экзокарпии) и складок эндокарпия (рис. 2, *14*; 5, *3*). Мелкие бугорки у плодов многих видов (табл. I, *12, 14, 21, 24*) образованы лишь неслизевыми клетками экзокарпия (рис. 2, *9*; 5, *4*) или также находящимися под ними более высокими клетками мезокарпия (рис. 2, *10*; 4, *6—8*; 5, *2*), у некоторых видов *Dendrocnide* — рассеянными в экзокарпии склереидами (табл. I, *1, 2, 5, 6*; II, *4*; рис. 2, *2, 3*).

Далее приводим описание перикарпия по родам.

Dendrocnide

Перикарпий очень разнообразен (см. таблицу; рис. 2, *1—14*), варьирует по толщине (65—610 мкм), величине клеток, числу слоев (4—17) и гистологической дифференциации. Для типовой секции характерен слизесодержащий мезокарпий, для секции *Sarcopus* — экзокарпий. Экзокарпий у 14 изученных видов (рис. 2, *4, 5, 9—14*) слизесодержащий (у *D. latifolia* слизь находится, по-видимому, также в отдельных клетках мезокарпия). Слизевые клетки в экзокарпии обычно преобладают, лишь у некоторых видов (*D. excelsa*, *D. latifolia*, *D. solomonensis*) имеются примерно в одинаковом количестве с клетками другого типа. Слизевый слой — почти сплошной, прерывается редкими неслизевыми клетками (отдельными или их небольшими группами), у *D. excelsa*, *D. cordata* и *D. moroides* находящимися в бугорках. У *D. carriana* и *D. cordata* он отсутствует в ребрах плода, а у *D. excelsa* и *D. venosa* — лишь над проводящими пучками. Для *D. latifolia* и *D. solomonensis* характерно расположе-

Длина плода и разнообразие строения перикарпия у представителей рода *Dendrocnide*

Вид	Длина плода, мм	Перикарпий: толщина, мкм	Перикарпий: число слоев	Перикарпий: танины	Экзокарпий: характер	Экзокарпий: высота слизевых клеток, мкм	Экзокарпий: неслизевые клетки	Мезокарпий: число слоев	Мезокарпий: зоны	Мезокарпий: кристаллы, их длина, мкм	Эндокарпий: толщина, мкм	Эндокарпий: число слоев	Эндокарпий: складчатость	Эндокарпий: склереиды: длина, мкм	Эндокарпий: склереиды: величина полости
Секция *Dendrocnide*															
D. elliptica	2.5—3.0	80—110	5—6	эк мк	Пленчатый со склереидами	0	—	3—4	Танинсодержащая со слизевыми и кристаллоносными клетками	Ед. друзы 15—18	30—40	1	—	50—60	ом
D. meyeniana f. *meyeniana*	2.0—3.7	50—80	6—7	эк мк	То же	0	—	3—5	Танинсодержащая со слизевыми клетками	—	15—20	1	±	50—60	м
D. oblanceolata	3.5—3.7	175—250	7—8	мк	Пленчатый	0	—	5—6	Паренхимная, слизесодержащая, танинсодержащая	—	25—35	1	±	80—110	б
D. stimulans	3.0—3.6	50—90	6—7	эк мк	Пленчатый со склереидами	0	—	3—5	Танинсодержащая со слизевыми и кристаллоносными клетками	—	20—30	1	—	60—80	ом
*D. subclausa**	—	50—60	5—6	эк мк	?Слизесодержащий	0	С танинами	3—4	?Паренхимная, танинсодержащая	—	15—25	1	±	50—90	м
D. venosa	2.2—2.4	115—130	4—5	эк мк	Слизесодержащий	65—115	С танинами и неотчетливыми утолщениями	2—3	Паренхимная, танинсодержащая	Ед. рафиды	18—20	1	—	40—50	ом
Секция *Sarcopus*															
D. carriana	1.9—2.0	65—80	4	мк	Слизесодержащий	30—50	С неотчетливыми утолщениями	2	Паренхимная, танинсодержащая	—	10—15	1	—	35—50	б
D. cordata	1.9—2.1	80—175	4	—	То же	70—130	То же	2	?Слизесодержащая, кристаллоносная	Друзы 5—8	25—35	1	+	50—60	м

D. excelsa	1.6—1.9	65—80	4	эк мк	» »	40—50	С танинами	2	Паренхимная, танинсодержащая	—	13—20	1	±	55—65	м
D. harweyi	1.8—2.0	65—115	5	± мк	» »	50—80	С тяжами утолщений	3	Паренхимная, кристаллоносная	Друзы ~5	5—8	1	—	40—50	м
D. latifolia	3.0—4.0	70—115	7—8	эк мк	» »	30—50	± С танинами и неотчетливыми утолщениями	5—6	Танинсодержащая (со слизистыми клетками), кристаллоносная	Друзы 6—8	10—15	1	—	55—80	б
D. moroides	1.8—2.0	80—175	4	—	» »	70—130	С неотчетливыми утолщениями	2	Слизесодержащая, кристаллоносная	Друзы 5—8	20—35	1	+	40—50	м
D. nervosa	2.8—3.0	260—510	до 14	эк мк	Механический	0	—	8—10	Паренхимная, танинсодержащая	Ед. рафиды	20—55	1—2	±	60—80	б
D. peltata var. *peltata*	1.9—2.0	80—115	4	эк мк	Слизесодержащий	50—80	± С танинами	2	То же	—	15—20	1	—	30—50	б
*D. rechingeri**	1.8—2.0	65—80	?5	мк	То же	35—40	С тяжами утолщений	?3	?Паренхимная, танинсодержащая, кристаллоносная	Друзы 6—8	10—13	1	—	—	—
*D. schlechteri**	1.6—2.0	40—50	?5	мк	» »	15—25	± С танинами и неотчетливыми утолщениями	?3	То же	Друзы ~6	8—10	1	—	—	—
D. sinuata	4.0—6.5	350—600	до 19	мк	Пленчатый	0	—	10—15	Паренхимная, танинсодержащая	Ед. рафиды	48—320	3—7	—	40—50	м
D. solomonensis	3.7—3.8	65—100	7—8	мк	Слизесодержащий	25—30	С неотчетливыми утолщениями	5—6	Паренхимная, танинсодержащая, кристаллоносная	Друзы 5—8	15—20	1	±	50—65	м
D. ternatensis	3.5—4.0	90—100	7—9	эк ± мк эн	Пленчатый танинсодержащий	0	—	5—6	Паренхимная, танинсодержащая	—	15—18	1—2	—	60—80	б
D. vitiensis	1.8—2.5	100—145	6	эк мк	Слизесодержащий	65—115	С танинами и тяжами утолщений	4	Танинсодержащая (прерывистая)	Ед. рафиды	18—23	1	—	35—55	ом

Примечание. ед. — единичные; полость склереид: б — большая (> 10 мкм шир.), м — маленькая (< 10 мкм), ом — очень маленькая (< 4 мкм); мк — мезокарпий, эк — экзокарпий, эн — эндокарпий, ± — *слабо выраженный признак*; * — *плоды незрелые*.

ние невысоких слизевых клеток отдельными группами, местами сближенными. Разделяющие их участки образованы либо сжатыми клетками с утолщенной оболочкой, сходными с содержащими танины и хлоропласты клетками нижележащих слоев мезокарпия, либо более высокими клетками с неотчетливыми утолщениями на РС.

Наружная тангенциальная стенка (далее НТС) клеток — различной толщины у видов (1.5—7 мкм), у *D. carriana* и *D. solomonensis* она импрегнирована танинами. Высота слизевых клеток (после набухания слизи) варьирует от 25—35 (*D. solomonensis*) до 112—130 мкм (*D. cordata*), в пределах плода она нередко в 2—3 раза больше вблизи ребер (например, у *D. latifolia* и *D. peltata*). Различно также количество слизи, у *D. cordata* и *D. moroides* ее много и набухание происходит с разрушением экзокарпия. Слизевые клетки содержат хлоропласты, у *D. carriana* слизь коричневатая. Неслизевые клетки в плане лопастные с неравномерно утолщенной оболочкой (рис. 2, *14б*), имеют различное строение. Иногда они почти полностью заполнены танинами в виде коричневых гранул или «каплевидного» содержимого, как у *D. excelsa* (рис. 2, *13*), *D. venosa* и *D. vitiensis* (рис. 2, *9*), при этом у первого вида клетки низкие, у 2 других — довольно высокие. В других случаях танины отсутствуют или их мало. У некоторых видов (*D. harweyi*, *D. rechingeri*, *D. vitiensis*) РС этих клеток снабжены крупными отчетливыми вертикальными тяжами утолщений (рис. 2, *9, 10*), у других видов утолщения неотчетливые, по-видимому также в виде тонких тяжей или полос.

У некоторых видов экзокарпий пленчатый, из более или менее сжатых клеток, имеет ряд структурных особенностей. У *D. elliptica*, *D. meyeniana* f. *meyeniana*, *D. stimulans*, видов типовой секции, в нем встречаются лопастные в очертании склереиды (табл. I, *2, 6*; рис. 2, *2, 3*). У первого вида они более многочисленные и мощные (до 80 мкм выс.), с точечно-пористой оболочкой, у двух других видов — менее крупные (до 50 мкм выс.), с утолщениями на РС в виде широких, тесно расположенных вертикальных тяжей (табл. II, *4*). Экзокарпий *D. nervosa* (рис. 2, *7*) и *D. ternatensis* (рис. 2, *8*) 2-слойный, у первого вида он образован крупными толстостенными клетками и является механическим слоем.

Мезокарпий различен по числу слоев (2—15) и их дифференциации (см. таблицу). Зональность может отсутствовать, в этом случае он образован чередующимися таниновыми клетками с «каплевидным» содержимым и клетками без содержимого (рис. 2, *9*), единичные клетки — с рафидами оксалата кальция. У *D. elliptica*, *D. meyeniana* f. *meyeniana* и *D. stimulans* послойная дифференциация мезокарпия нечеткая, с вкраплениями в танинсодержащие слои слизевых, кристаллоносных клеток (несептированных, с равномерно утолщенной оболочкой) и клеток без танинов (рис. 2, *2, 3*); при этом слизевые клетки могут быть локализованы в полостях (рис. 2, *3*). Большое количество крупных слизевых клеток, местами собранных в группы, имеется в средних слоях мезокарпия *D. oblanceolata* (рис. 2, *1*). Мезокарпий, независимо от числа слоев, дифференцирован часто на 2 зоны — наружную парехимную (или хлоренхиму) и внутреннюю танинсодержащую (рис. 2, *1, 4, 6, 7, 11—13*), в которой у *D. sinuata* (рис. 2, *6*) тонкостенные клетки 1—3 наружных слоев содержат танины в полости, а клетки внутренних слоев — в оболочке. В некоторых мелких плодах эти зоны представлены одним слоем клеток (рис. 2, *12, 13*), в наружном — с морфологически различными клетками в бугорках и между ними. У других видов дифференцируется, кроме того, внутренний кристаллоносный слой (рис. 2, *10, 11, 14*), содержащий очень мелкие (5—8 мкм в диам.), часто сильно «погруженные» (сдвинутые к ВТС) друзы оксалата кальция, у *D. harweyi* (рис. 2, *10*) формируется еще средний механический слой из клеток с неравномерно утолщенной оболочкой. Наружный слой мезокарпия *D. moroides* и *D. cordata*, вероятно, слизесодержащий. Особенностью кристаллоносных клеток у этих 2 видов является наличие в их наружной части аморфного минерального содержимого, очевидно кремнезема, а на оболочке, покрывающей друзы (или сходные с ними тельца), — сосочковидных выступов (табл. II, *5, 6*). Прилегающие к ним стенки клеток вышележащего слоя, по-видимому, импрегнированы кремнеземом. В бугорках перикарпия этих видов

отдельные клетки мезокарпия также заполнены аморфным твердым (минеральным?) содержимым (рис. 2, *14*). Для многих видов рода *Dendrocnide* характерны накопление большого количества танинов в тканях мезокарпия и сплошная танинсодержащая зона. Лишь у *D. harweyi*, *D. cordata* и *D. moroides* танины отсутствуют.

Эндокарпий (см. таблицу) у большинства видов 1-слойный, в наиболее крупных плодах — из большего числа слоев (рис. 2, *6—8*), на поперечном срезе в основном ровный, иногда сильно (табл. I, *25*) или слабо складчатый, у *D. sinuata* — с выступами в мезокарпий (рис. 2, *6а*), различается у видов по величине склереид (рис. 6, *1, 2*), их высоте (5—40 мкм), форме на срезе (тангентально или радиально удлиненные), толщине РС и степени их извилистости (меньше у *D. cordata*, *D. moroides* и *D. peltata*), величине и ветвлению поровых каналов, величине полости и ее форме на поперечном срезе (рис. 2). Наиболее толстостенные склереиды, с толщиной стенок до 8—10 мкм, отмечены у видов *D. cordata*, *D. elliptica*, *D. moroides* и *D. stimulans*.

Discocnide

Перикарпий плода-крылатки очень тонкий (13—18 мкм толщ.), из 4 сжатых, едва различимых слоев (рис. 3, *1а, б*). Крыло представляет собой складку перикарпия, по его краю проходит проводящий пучок. Экзокарпий пленчатый, некоторые его клетки, расположенные группами, содержат танины или слизь. Мезокарпий 2-слойный, кристаллоносный слой в значительной степени редуцирован, содержит редкие и мелкие кристаллы. Эндокарпий состоит из крупных тонкостенных склереид (рис. 6, *3*).

Girardinia

Перикарпий (рис. 3, *2а—г*; табл. I, *26*) 135—180 мкм толщ., 4-слойный, в двух наружных слоях без танинов, с танинами, редко — с небольшим количеством слизи. Экзокарпий состоит из крупных клеток (некоторые — с танинами) с сильно утолщенной (2—7 мкм) и, возможно, импрегнированной кремнеземом НТС, в бородавчатых выступах (табл. I, *19, 20*) — с утолщениями на РС в виде тяжей (рис. 3, *2в*). Мезокарпий 2-слойный, наружный слой между бородавками (рис. 3, *2а, б*) образован уплощенными клетками, содержащими хлоропласты и танины, у *G. septentrionalis* — с «бахромчатыми» утолщениями (?протуберанцами оболочки) на внутренней поверхности РС и ВТС (рис. 3, *2б*). В некрупных бородавках клетки этого типа неуплощенные (табл. II, *7*), в крупных бородавках — радиально удлиненные с толстой слабо лигнифицированной оболочкой. Внутренний слой мезокарпия состоит из мелких уплощенных (в меньшей степени у *G. septentrionalis*) клеток с утолщенными лигнифицированными ВТС и основаниями РС. Эндокарпий стекловидный, мощный, 85—115 мкм толщ. (тоньше у *G. septentrionalis*), палисадовидный, образован толстостенными, в плане слаболопастными (рис. 6, *4*) макросклереидами с почти отсутствующей полостью и перетяжкой в верхней части клетки, отделяющей короткий сегмент, по форме утолщений РС на срезе различающийся у изученных видов; оболочка склереид, по-видимому, содержит кремнезем.

Gyrotaenia

Перикарпий (рис. 3, *3*) 45—55 мкм толщ., 4-слойный, сходен у изученных образцов. Экзокарпий слизесодержащий, с многочисленными таниновыми клетками, образующими сеть, в ячеях которой находятся слизевые клетки, часто сильно «прикрытые» сверху боковыми выступами соседних таниновых. Мезокарпий 2-слойный, наружный слой танинсодержащий (некоторые клетки, по-видимому, слизевые),

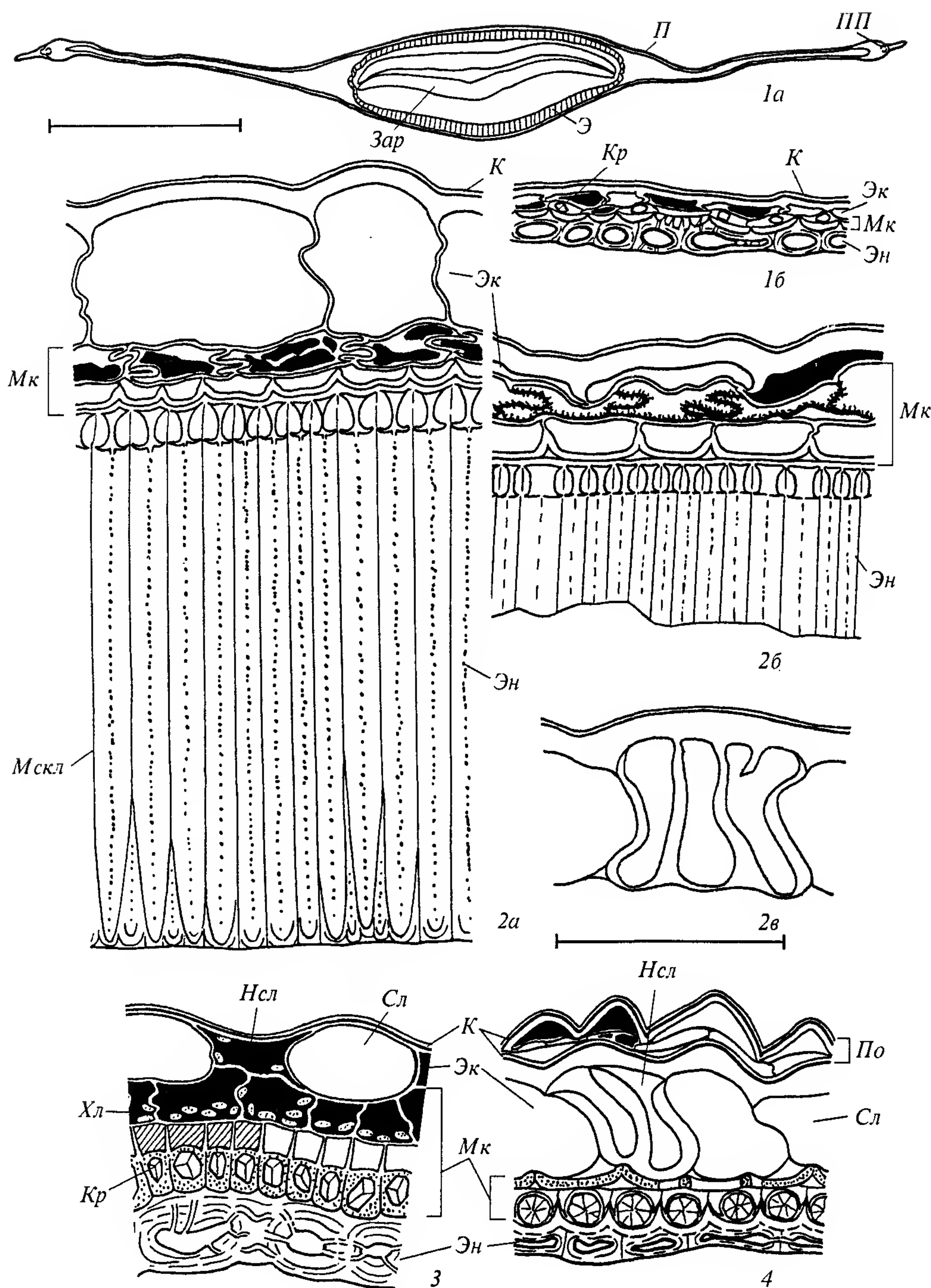


Рис. 3. Строение перикарпия в родах *Discocnide*, *Girardinia*, *Gyrotaenia* и *Hesperocnide* на поперечном срезе плода.

1а, б — *Discocnide mexicana* (*а* — схема поперечного среза плода, *б* — фрагмент перикарпия), *2а, в* — *Girardinia diversifolia* (*а* — фрагмент перикарпия между бородавчатыми выступами, *в* — клетка экзокарпия в бородавке), *2б* — *G. septentrionalis*, фрагмент перикарпия между бородавчатыми выступами, *3* — *Gyrotaenia* sp., *4* — *Hesperocnide tenella*; *Кр* — кристаллы, *Мскл* — макросклереиды. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка: 1а — 1 мм, другие — 0.05 мм.

с большим количеством хлоропластов, внутренний — кристаллоносный. Кристаллоносные клетки (табл. II, *8, 9*) радиально удлиненные, слабо вдаются в эндокарпий, с утолщенными и импрегнированными танинами ВТС и основаниями РС. Они 2-камерные, во внутренней камере содержат призматические кристаллы оксалата кальция 5—10 мкм выс. и 5—12 мкм в диам., в наружной — твердое, желтоватое содержимое, очевидно аморфный кремнезем. Эндокарпий 8—13 мкм толщ., склереиды мелкие (до 60 мкм дл.), сравнительно толстостенные, с маленькой полостью.

Hesperocnide

Перикарпий *H. tenella* (рис. 3, *4*) 48—52 мкм толщ., 4-слойный. Экзокарпий слизесодержащий, слизевые клетки 30—35 мкм выс., неслизевые на срезе — бокальчатые, с толстыми заостренными тяжами утолщений на РС; клетки обоих типов имеют утолщенную (5—6 мкм) и выпуклую НТС, образующую точечные бугорки на поверхности перикарпия (табл. I, *23*). Мезокарпий 2-слойный, наружный слой состоит из содержащих хлоропласты мелких сжатых клеток с кольцевым утолщением по краю ВТС, редко — сетчатым; внутренний слой — кристаллоносный, содержит друзы оксалата кальция 7—8 мкм в диам. Эндокарпий 3—18 мкм толщ., склереиды некрупные (до 65 мкм), уплощенные, с неравномерно утолщенной нетолстой оболочкой и маленькой, на срезе щелевидной, полостью. Дополнительный покров плода из околоцветника пленчатый, 2-слойный, содержащие танины клетки наружной эпидермы имеют выпуклую утолщенную НТС.

Laportea

Перикарпий в секции *Laportea* (рис. 4, *1—5*) 30—80 мкм толщ., 4-слойный. Экзокарпий большинства видов слизесодержащий, у *L. perrieri* (рис. 4, *4*) без слизи, образован чередующимися группами слизевых и таниновых клеток, а у *L. disepala* (рис. 4, *5*) — слизевыми и находящимися в бугорках неслизевыми клетками, снабженными крупными тяжами утолщений на РС. Таниновые клетки преобладают (*L. bulbifera*, *L. canadensis*, рис. 4, *1а*) либо находятся приблизительно в равном (или меньшем) количестве с клетками другого типа. У *L. alatipes* (рис. 4, *2*) они образуют сеть, видимую с поверхности перикарпия (табл. I, *10, 11*), в ячеях которой находятся слизевые клетки. Толщина НТС клеток экзокарпия (1.0—2.5 мкм) различна у видов, у *L. bulbifera* эта стенка импрегнирована танинами. Слизевые клетки после набухания слизи достигают высоты 25—50 мкм, у *L. disepala* — разрушаются. Мезокарпий 2-слойный. Наружный слой у *L. canadensis* и *L. bulbifera* состоит из уплощенных клеток с U-образно утолщенной оболочкой, заполненных остатками крупных белковых глобул, а иногда также танинами. У *L. alatipes* этот слой имеет сходное строение, однако образован разными клетками: в выступах перикарпия — более высокими (особенно в краевых гребнях, где они радиально удлинены, рис. 4, *2б*), содержащими глобулы белка, с утолщенной пористой оболочкой, между выступами — уплощенными, без белка, с кольцевым утолщением по краю ВТС. В области ребер плода этого вида развиваются узкие, радиально удлиненные клетки с утолщенной бесцветной оболочкой и густой цитоплазмой (табл. II, *10*). Наружный слой мезокарпия *L. amberana* (рис. 4, *3а, б*) и *L. disepala* (рис. 4, *5*) образован сходными клетками 2 типов, у первого вида, кроме того, некоторые клетки между бугорками — таниновые, а у *L. perrieri* — содержат танины или рафиды.

Внутренний слой мезокарпия у *L. bulbifera*, *L. canadensis* и *L. disepala* — кристаллоносный. У последнего вида он сходен с таковым в других родах (однако друзы оксалата кальция, как и клетки, очень мелкие, 4—5 мкм в диам.), а у других видов имеет особенное строение, являясь одновременно пигментными. Он состоит из септированных клеток с неравномерно утолщенной импрегнированной танинами

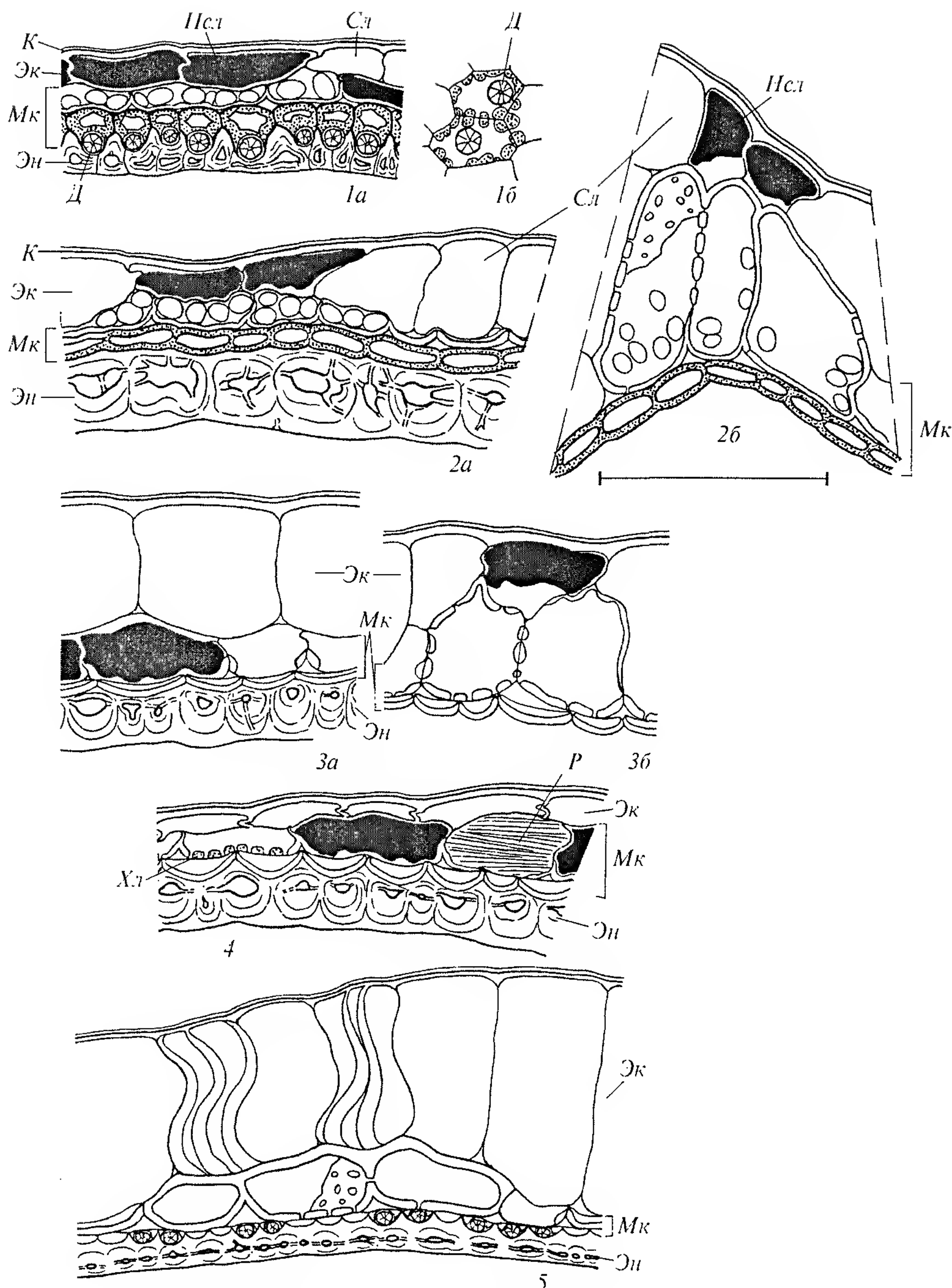


Рис. 4. Строение перикарпия в роде *Laportea* на поперечном срезе.

1а, б — *L. canadensis* (*а* — фрагмент перикарпия, *б* — кристаллоносные клетки в плане), *2а, б* — *L. alatipes* (*а* — фрагмент перикарпия на латеральной стороне плода, *б* — в области валика), *3а, б* — *L. amberana* (*а, б* — разные фрагменты перикарпия). *4* — *L. perrieri*, *5* — *L. disepala*, *6а, б* — *L. interrupta* (*а* — схема поперечного среза плода, *б* — фрагмент перикарпия в области бугорка), *7* — *L. grossa*, *8* — *L. macrostachya*. *Б* — белковые глобулы, *Вал* — валик. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка: *6а* — 0.5 мм, другие — 0.05 мм.

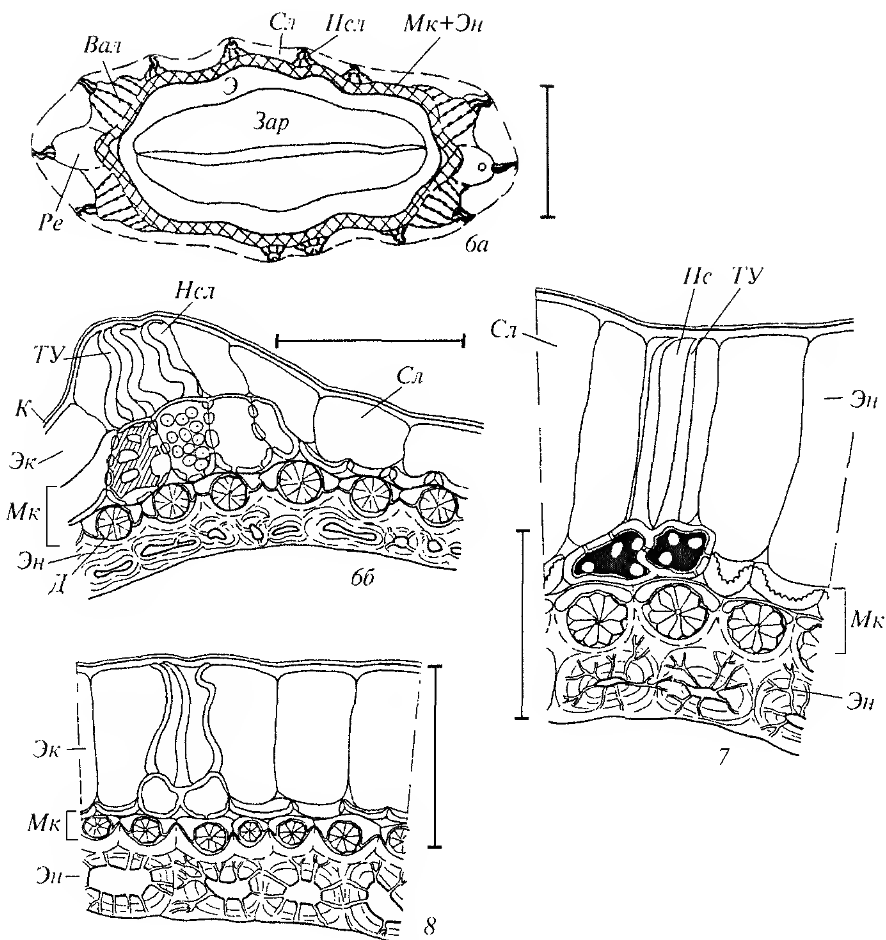


Рис. 4 (*продолжение*).

оболочкой (рис. 4, *1б*). ВТС, вогнутая в эндокарпий, лигнифицирована. Во внутренней, «погруженной» в эндокарпий, части клетки заключены мелкие друзы. У других видов секции внутренний слой мезокарпия не содержит кристаллов, у *L. alatipes* он образован уплощенными клетками с утолщенной импрегнированной танинами оболочкой, у *L. amberana* и *L. perrieri* — сильно сжатыми клетками с вдающейся в эндокарпий лигнифицированной ВТС. Эндокарпий 1-слойный, различной толщины у видов (2—20 мкм). Склереиды *L. amberana* и *L. perrieri* — крупные (до 80 мкм дл.), толстостенные, с очень маленькой полостью и довольно равномерно утолщенной оболочкой, на поперечном срезе U-образно утолщенной, с редкими порами. Склереиды *L. canadensis*, *L. bulbifera* и *L. disepala* — мелкие, до 45 или 65 мкм дл., с очень маленькой полостью и неравномерно утолщенной оболочкой (рис. 6, *5*), у первых 2 видов — различной высоты в разных частях клетки благодаря сильному выпячиванию в них кристаллоносных клеток.

Перикарпий в секции *Fleurya* (рис. 4, *6*—*8*) 4-слойный, у большинства изученных видов различной толщины (32—160 мкм) в пределах плода благодаря наличию крупных выступов (рис. 4, *6а, б*), у *L. grossa* и *L. macrostachya* (рис. 4, *7, 8*) — почти ровный с небольшими бугорками, 70—112 мкм толщ. Экзокарпий слизесодержащий, набухание слизи происходит (кроме *L. grossa* и *L. macrostachya*) с разрушением слоя (табл. II, *11, 12*). НТС клеток около 2—3 мкм толщ. Неслизевые клетки, расположенные в бугорках, гребнях и вдоль ребер плода (в кайме), — узкие, до 65—100 мкм

выс., имеют утолщения на РС в виде толстых тяжей (табл. II, *12*), сближенных в кайме. Мезокарпий 2-слойный, наружный слой образован клетками 2 типов. Между бугорками они сильно сжатые с кольцевым утолщением по краю ВТС (более широким — у *L. grossa*) и крупносетчатым на ВТС, поверхность которого зернистая (табл. II, *13*) или бахромчатая (*L. ruderalis*, некоторые образцы *L. grossa*). В бугорках и валике клетки не уплощенные, у *L. interrupta* (рис. 4, *а, б*) — радиально удлиненные, особенно высокие в валике, с сетчато- или пористо-утолщенной оболочкой, содержат (кроме *L. macrostachya*) белковые глобулы, а у *L. grossa* также и танины. Внутренний кристаллоносный слой мезокарпия содержит друзы оксалата кальция 10—16 мкм в диам., наиболее крупные у *L. grossa*. Эндокарпий 8—30 мкм толщ., толще (20—30 мкм) у *L. grossa* и *L. macrostachya*, в бугорках складчатый (кроме этих 2 видов), в гребнях толще, чем на других участках плода. Склереиды мелкие (до 50—60 мкм дл.), с небольшой полостью и более или менее толстой и равномерно утолщенной оболочкой, у *L. grossa* и *L. macrostachya* пронизанной более многочисленными, чем у других видов, ветвящимися поровыми каналами.

Nanocnide

Перикарпий (рис. 5, *1а, б*; табл. II, *14, 15*) 50—55 мкм толщ. у *N. japonica* и около 100 мкм — у *N. lobata*, толще в бугорках, особенно вблизи ребер плода под каймой (рис. 5, *1б*). Экзокарпий слизесодержащий; неслизевые клетки, расположенные на вершине бугорков (более частых вблизи каймы), у *N. japonica* таниновые, на срезе линзовидные, с короткими нетолстыми тяжами утолщений на РС (рис. 5, *1б*), у *N. lobata* — высокие, без танинов, с толстыми тяжами утолщений на РС; высота слизевых клеток после набухания слизи — 35—45 мкм у *N. japonica* и 55—65 мкм у *N. lobata*, НТС клеток — около 2 мкм толщ. у 1-го вида и 8 мкм — у 2-го. Мезокарпий 2-слойный, наружный слой образован клетками 2 типов: между бугорками — уплощенными, с импрегнированным танинами (*N. japonica*) или без них (*N. lobata*) широким кольцевым зернистым утолщением по краю ВТС, в бугорках — радиально удлиненными (по 3—4 на срезе, особенно высокими под каймой), у *N. japonica* — с лестнично- или сетчато-утолщенными РС, у *N. lobata* — с крупнопористыми РС (табл. II, *14*). Внутренний слой мезокарпия — кристаллоносный, его клетки слабо вдаются в эндокарпий, содержат друзы оксалата кальция 8—13 мкм в диам. У *N. lobata* эти клетки высокие, с полностью утолщенной оболочкой, над друзой содержат глобулы (табл. II, *15*), сходные с глобулами белка в эндосперме. Эндокарпий тонкий, 2.5—5.0 мкм толщ. у *N. lobata* и 8—13 мкм — у *N. japonica*; склереиды мелкие (до 60 мкм дл.), с очень маленькой полостью и неравномерно и довольно слабо утолщенной оболочкой.

Obetia

Перикарпий (рис. 5, *2*) 4-слойный, 50—120 мкм толщ., толще в бугорках и валике под каймой, имеет различную толщину у видов. Экзокарпий слизесодержащий, в ребрах в основном без слизи; расположенные в бугорках, кайме и иногда по краю ребер неслизевые клетки узкие (более высокие и узкие в кайме), с утолщениями на РС в виде более или менее толстых вертикальных коричневых или бесцветных тяжей (в кайме сближенных), у *O. carruthersiana* — анастомозирующих; высота слизевых клеток, варьирующая у видов от 40 (*O. aldabrensis*) до 100 мкм (*O. carruthersiana*), в пределах плода наибольшая у каймы, где слизь иногда содержится в 2 слоях; у *O. radula* имеется асимметрия в расположении слизевых клеток — они отсутствуют в ребре, не снабженном проводящим пучком, но наиболее высокие вблизи него. Мезокарпий 2-слойный, наружный слой, содержащий хлоропласты, образован клетками 2 типов. Между бугорками они уплощенные с кольцевым зернистым утолщением

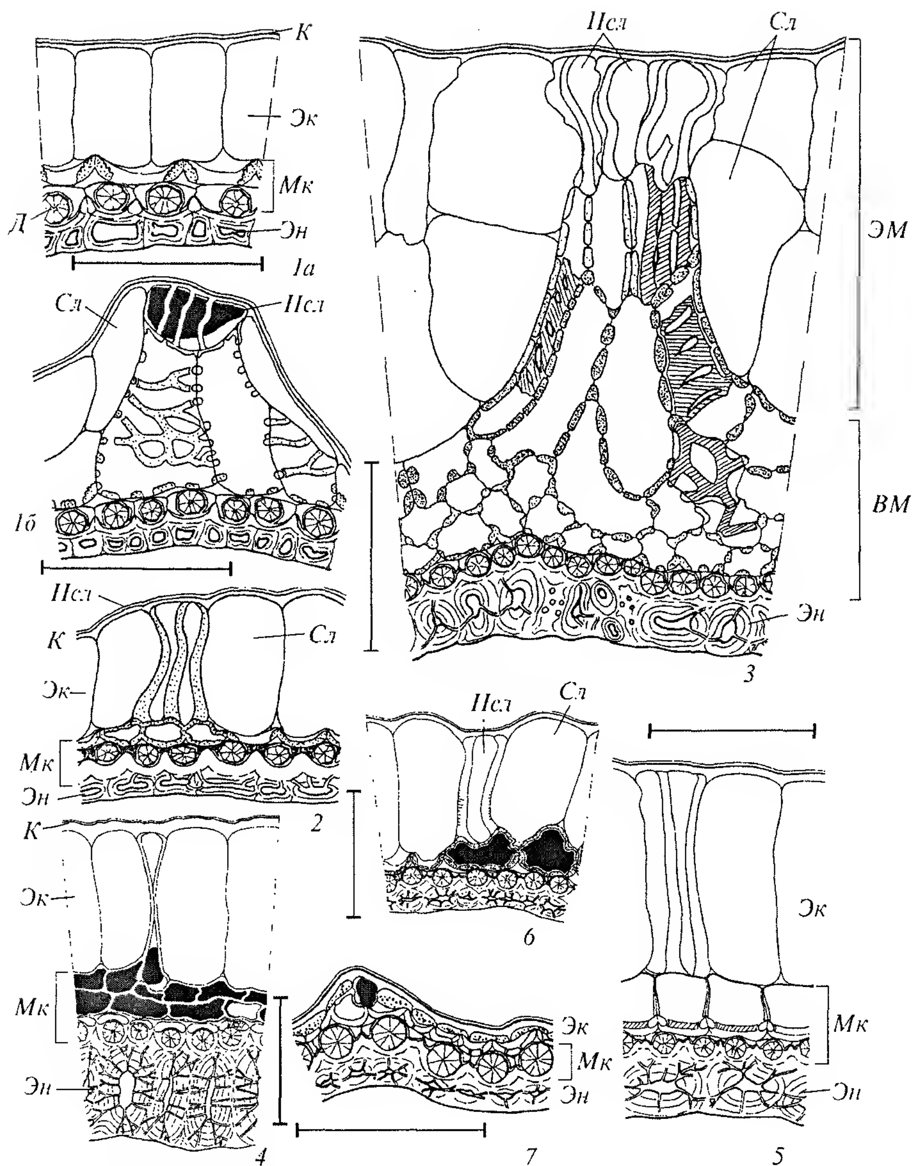


Рис. 5. Строение перикарпия в родах *Nanocnide*, *Obetia* и *Urera* на поперечном срезе.

1а, б — *Nanocnide japonica* (*а* — фрагмент перикарпия между бугорками, *б* — в бугорке), *2* — *Obetia ficifolia*, *3* — *Urera baccifera*, *4* — *U. kameroonensis*, *5* — *U. alceaefolia* (фрагмент перикарпия между бугорками), *6* — *U. hypselodendron*, *7* — *U. kaalae*. *ВМ* — внутренние слои мезокарпия, *ЭМ* — экзо-мезокарпий. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка: 0.05 мм.

по краю ВТС, редко — крупно-сетчатым (у *O. tenax* утолщены также основания РС). В бугорках клетки не уплощенные с полностью утолщенной оболочкой (у *O. tenax* радиально удлиненные, расположенные 2 слоями), вблизи ребер — более высокие, радиально удлиненные, в 1 или 2 слоях (*O. tenax*, *O. radula*, *O. carruthersiana*). Внутренний кристаллоносный слой состоит из клеток с толстой ВТС, содержащих часто тангентально-удлиненные друзы оксалата кальция 5—12 мкм дл. (более крупные у *O. carruthersiana*). Эндокарпий от складчатого до почти ровного (*O. ficifolia*), тонкий (5—10 мкм толщ.), толще у *O. ficifolia* (до 18 мкм). Склереиды мелкие (до 50 мкм дл.), уплощенные, с небольшой полостью и неравномерно и слабо утолщенной оболочкой.

Urera

Перикарпий (рис. 5, *3—7*) 20—240 мкм толщ., 4—7-слойный, дифференцирован у большинства видов так же, как и у других представителей трибы, а у *U. baccifera* и *U. sandwiciensis* — на экзо-мезокарпий, внутренние слои мезокарпия и эндокарпий. Экзо-мезокарпий *U. baccifera* (рис. 5, *3*) и *U. sandwiciensis* слизесодержащий, между бугорками перикарпия образован 2 рядами слизевых клеток, достигающих высоты 110—130 мкм, в бугорках имеет вид конусовидных тяжей из расположенных одна над другой узких, не содержащих слизи клеток, в экзокарпии снабженных крупными тяжами утолщений на РС, в 1, 2 нижележащих слоях мезокарпия — радиально удлиненных с пористыми и крупно-сетчатыми утолщениями оболочки. У других изученных видов (рис. 5, *4—6*), кроме *U. kaalae* (рис. 5, *7*), имеется слизесодержащий экзокарпий, высота слизевых клеток колеблется от 50 (*U. hypselodendron*) до 100 мкм (*U. alceaefolia*), а толщина НТС — от ~1 до 5 мкм, наибольшая у *U. kameroonensis* (рис. 5, *4*). Неслизевые клетки экзокарпия узкие, с тяжами утолщений на РС, у *U. kameroonensis* более тонкими по сравнению с другими видами; в полости этих клеток иногда имеются танины. Экзокарпий *U. kaalae* пленчатый, в бугорках — с танинами. Мезокарпий 2—5-слойный, различается у видов по числу слоев и гистологической дифференциации. Его наружная (у *U. baccifera* средняя) 1—4-слойная

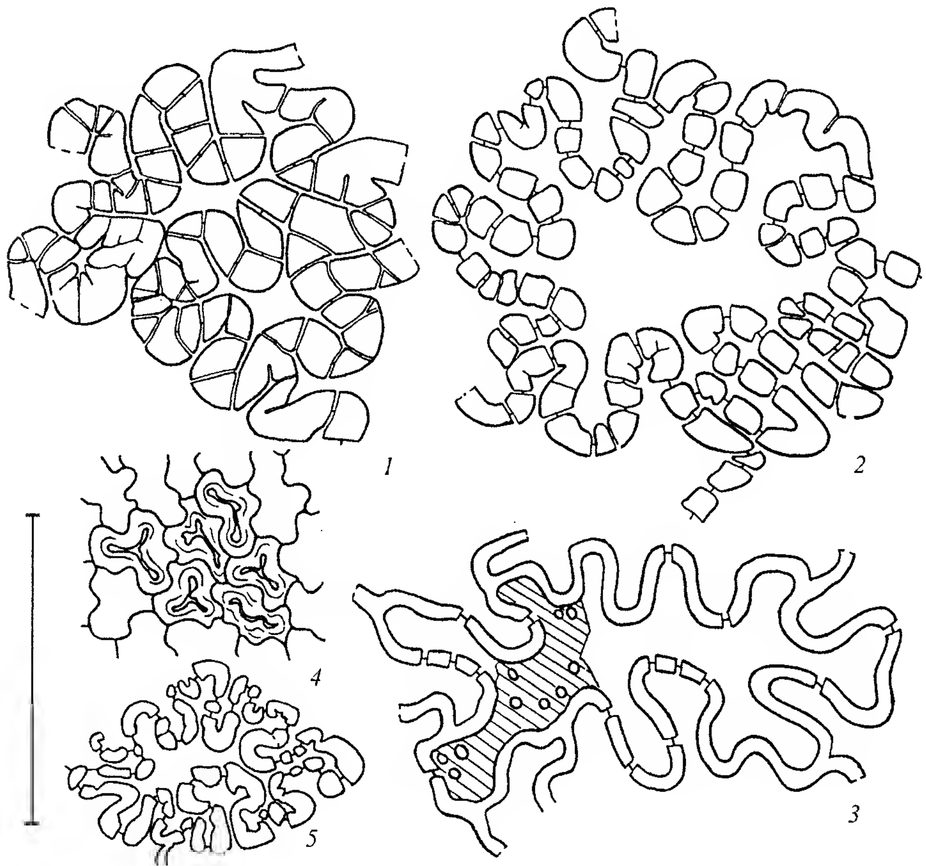


Рис. 6. Склереиды эндокарпия в плане у представителей трибы *Urticeae*.

1 — Dendrocnide elliptica, 2 — D. oblanceolata, 3 — Discocnide mexicana, 4 — Girardinia diversifolia, 5 — Laportea bulbifera. Масштабная линейка: 0.05 мм.

зона в основном паренхимная, у *U. baccifera* образована клетками с сетчато-утолщенной и импрегнированной танинами оболочкой, у *U. kaalae* и *U. sandwiciensis* — сжатыми (кроме бугорков) клетками с утолщенной РС, у *U. hypselodendron* (рис. 5, *6*) — чередующимися клетками 2 типов: между бугорками — уплощенными с утолщенными и импрегнированными танинами ВТС, в бугорках — танинсодержащими с полностью утолщенной оболочкой. Иногда эта зона 2-слойная танинсодержащая (*U. kameroonensis*), у *U. caracasana* (рис. 5, *5*) — склерифицирована, 1-слойная, образована клетками с утолщенными и лигнифицированными РС. Для *U. alceaefolia* характерна более сложная зональность мезокарпия, наружная его зона образована внешним слоем сжатой паренхимы и 2 внутренними слоями уплощенных таниновых клеток. Внутренний слой мезокарпия у всех видов кристаллоносный, содержит друзы оксалата кальция 6—15 мкм в диам. Особенностью этих клеток у *U. kameroonensis* и *U. sandwiciensis* являются утолщенные НТС и верхняя часть РС, благодаря чему наружная часть клетки не сжата. Эндокарпий 5—65 мкм толщ., ровный (*U. caracasana*, *U. hypselodendron*) или складчатый. Склереиды большей частью крупные (до 65—105 мкм дл.) с маленькой полостью и очень толстой оболочкой (у *U. baccifera* неравномерно утолщенной), пронизанной многочисленными ветвящимися поровыми каналами. У *U. hypselodendron* они другого строения, но величине и форме сходны со склереидами *Laportea bulbifera*. Склереиды часто радиально удлиненные (рис. 5, *3—5*), различаются у видов по высоте, величине полости, ее форме на срезе (от округлой до щелевидной) и количеству поровых каналов. Их высота у *U. sandwiciensis* заметно больше в бугорках перикарпия.

Обсуждение

Полученные результаты и проведенное ранее исследование рода *Urtica* (Кравцова, Гельтман, 1994) показали, что в трибе *Urticeae* преобладает строение перикарпия типа Urtica, в котором он 4-слойный, со слизесодержащим экзокарпием, 2-слойным мезокарпием (наружный слой — паренхимный, внутренний — кристаллоносный) и склеренхимным эндокарпием. Он представлен 2 подтипами. I. Б е з г и д р о ц и т н ы й подтип, варианты: 1) Gyrotaenia (*Gyrotaenia*) — неслизевые клетки экзокарпия и наружного слоя мезокарпия таниновые, кристаллоносные клетки содержат 2 типа минеральных включений в разных частях клетки, разделенных толстой септой; 2) Laportea canadensis (*L. canadensis*, *L. bulbifera*) — неслизевые клетки экзокарпия таниновые, наружный слой мезокарпия — танинсодержащий, внутренний — кристаллоносно-пигментный. II. Э к з о - г и д р о ц и т н ы й подтип, с клетками типа гидроцитов в экзокарпии или в 2 наружных слоях перикарпия, варианты: 1) Dendrocnide moroides (*D. moroides*, *D. cordata*) — находящиеся в экзокарпии клетки, сходные с гидроцитами, слабо развиты, с неотчетливыми тяжами утолщений на РС. Под ними клетки мезокарпия сжаты или с твердым аморфным содержимым; кристаллоносные клетки кроме друз оксалата кальция имеют аморфное минеральное содержимое; 2) Urtica (*Urtica*, *Hesperocnide*, *Nanocnide*, *Obetia*, секция *Fleurya* рода *Laportea*, некоторые виды рода *Urera*) — с гидроцитами в 2 наружных слоях перикарпия, в экзокарпии они снабжены утолщениями на РС в виде более или менее отчетливых вертикальных тяжей. Этот вариант имеет родовые особенности, связанные с различной формой утолщений оболочки клеток наружного слоя мезокарпия, содержимым этих клеток и варьированием их высоты и строения в пределах плода, а также с различной высотой склереид эндокарпия, его складчатостью, иногда (у *Hesperocnide*) с особенностями строения НТС клеток экзокарпия.

В родах *Dendrocnide* и *Laportea* встречается перикарпий сходного строения, из 4 различным образом дифференцированных слоев, однако не имеющий кристаллоносного слоя (присутствуют лишь клетки с рафидами), а в экзокарпии — клеток с утолщениями оболочки в виде тяжей, иногда также лишенный слизи (рис. 2, *4*, *12*,

13; 4, *3а, б, 4*). Этот тип, названный нами Laportea amberana, характерен для *D. excelsa*, *D. carriana*, *L. amberana* и *L. perrieri*.

В роде *Urera* распространен перикарпий, сходный с вариантом Urtica одноименного типа, однако в основном с бóльшим числом однотипных слоев мезокарпия, нередко образованных таниновыми клетками. Особенностью рода *Dendrocnide* является удивительное разнообразие строения перикарпия, с трудом поддающееся типификации: имеется перикарпий 2 перечисленных выше типов и сходный с ними, с бóльшим числом однотипных слоев мезокарпия и танинсодержащей зоной, а также сочетающий в себе признаки обоих типов (например, *Dendrocnide vitiensis*, рис. 2, *9*). Кроме того, встречается перикарпий с недифференцированным на зоны мезокарпием (либо с нечеткой послойной его дифференциацией) и со слизесодержащим мезокарпием, иногда многослойный без сформированных слизесодержащего и кристаллоносного слоев. Особым типом является перикарпий некоторых видов типового подрода (*D. elliptica*, *D. meyeniana* f. *meyeniana*, *D. stimulans*) с отдельными склереидами в экзокарпии и слизевыми клетками в мезокарпии.

К особому типу следует отнести также перикарпий *Girardinia* с характерным палисадовидным эндокарпием из макросклереид.

С эволюционной точки зрения, перикарпий типа Urtica с минимальным числом различным образом дифференцированных слоев (среди них кристаллоносный и слизевый в экзокарпии) является наиболее продвинутым в трибе. Вариант Urtica этого типа с системой гидроцитов в наружных слоях перикарпия (Яковлева, Кравцова, 1999) мы рассматриваем как самый специализированный из перечисленных выше. В отличие от других вариантов он развивается в плодах-антокарпиях с дополнительным покровом из околоцветника, большей частью полностью покрывающим плод. Такое состояние признака, достигаемое независимо от степени редукции васкулярной системы завязи, является устойчивым и различается в пределах одного рода, например: *Urtica* (Кравцова, Гельтман, 1994) и в группе близких родов лишь структурными деталями. Именно этот вариант распространен в родах *Urtica* и *Obetia*, адаптированных к нехарактерным для сем. *Urticaceae* условиям. Первый род — к холодному климату высоких широт Северного полушария, второй — к засушливым зонам Африки, Мадагаскара и Маскаренских островов (Friis, 1988). В связи с этим интересно отметить, что род *Urtica* отличается от близких родов более развитой водопроводящей системой в перикарпии.

В родах *Dendrocnide* и *Laportea* такие признаки строения перикарпия, как отсутствие специализированных слизевых клеток в экзокарпии (могут находиться в мезокарпии), клеток типа гидроцитов, не дифференцированный на зоны мезокарпий или большое число его однотипных слоев (последнее имеется также в роде *Urera*) являются примитивными признаками, согласно общим морфогенетическим закономерностям трансформации структур (Takhtajan, 1991) и критериям примитивности и продвинутости признаков семенной кожуры (Меликян, 1972, 1973). Наиболее архаичное строение перикарпия предполагается нами у некоторых видов рода *Dendrocnide*. Оно связано с крупносемянностью и отсутствием в завязи редукции одного из проводящих пучков. Перикарпий наиболее крупных плодов (см. таблицу) толстый, многослойный, паренхимный, не имеет кристаллоносного и слизесодержащего слоев или со слизевыми клетками в мезокарпии, нередко с многослойным склеренхимным эндокарпием, соответствует ореховидному плоду или костянке (пиренарию, по: Артюшенко, Федоров, 1986). У сухих плодов он напоминает стенку коробочки или листовки. Его эволюция в направлении формирования перикарпия типов Urtica, Laportea amberana и сходных с ними происходила одновременно с уменьшением величины плода, редукцией его васкулярной системы, появлением дополнительного покрова из околоцветника при пропорциональном (приблизительно в 3 раза и более) уменьшении величины клеток перикарпия. С. С. Berg (1983) отмечал направление развития от макроспермии к микроспермии для всего сем. *Urticaceae*. В изменении перикарпия в роде *Dendrocnide* можно отметить следующие тенденции: появление слизесодержащего экзокарпия, уменьшение числа однотипных слоев и танинов в

мезокарпии, дифференциация его на зоны, в том числе внутренний кристаллоносный слой, специализация кристаллоносных клеток. Склереиды пленчатого экзокарпия могли предшествовать в слизесодержащем экзокарпии неслизевым клеткам с вертикальными тяжами утолщений на РС. Изменились локализация и структура слизесодержащего слоя перикарпия, а также назначения слизи. В плодах-костянках одной из функций локализованной в мезокарпии слизи (возможно, основной) является усиление сочности плода. Слизь в экзокарпии ореховидных плодов служит, очевидно, главным образом для запасания воды при прорастании.

Выяснено, что слизесодержащий экзокарпий формируется как сложная ткань, представляющая собой комплекс слизевых клеток и клеток, не содержащих слизи. Этот процесс протекал скоординированно с изменением субэпидермального слоя стенки завязи. 2 этих слоя образуют систему тканей, связанных в гистогенезе и функционально. Развитие в трибе *Urticeae* гидроцитов в наружных слоях перикарпия свидетельствует, по-видимому, о появлении в нем водопроводящей системы, функциональное значение которой рассмотрено в предыдущей работе (Яковлева, Кравцова, 1999).

Род *Dendrocnide*, с очень разнообразным, у некоторых видов архаичным строением перикарпия и плодами, часто не имеющими дополнительного покрова, является, согласно принципу исходного морфологического разнообразия (Мамкаев, 1991 и др.), наиболее древним в трибе *Urticeae*. Для рода *Laportea* (типовой секции) также характерны довольно резкие различия между видами по строению перикарпия, что в свою очередь указывает на его древность. Так, травянистые однолетники *L. bulbifera* и *L. canadensis*, распространенные в умеренных областях Северного полушария, значительно отличаются от мадагаскарских кустарников *L. amberana* и *L. perrieri*. Перикарпий африканского вида *L. alatipes* можно рассматривать как производный от перикарпия *L. canadensis*, возникший благодаря исчезновению друз оксалата кальция и появлению в экзокарпии более развитых слизевых клеток, а в мезокарпии — морфологически различных клеток, радиально удлиненных в гребнях.

Другие роды, с более продвинутым строением перикарпия и плодами-антокарпиями, вторичный покров которых нередко специализирован к анемохории или эндозоохории, более молодые. К ним относится и род *Urtica*, для которого характерны антокарпии с продвинутым однотипным (вариант Urtica) строением перикарпия.

Полученные результаты позволяют сделать некоторые выводы относительно систематики трибы *Urticeae*. Согласно нашим данным, она является естественным таксоном. Некоторое сомнение вызывает род *Gyrotaenia*. Он выделяется в трибе не только отсутствием жгучих волосков, но и строением кристаллоносных клеток перикарпия, содержащих 2 разных минеральных включения в разных частях клетки, разделенных толстой септой. Эти признаки сближают его с трибой *Boehmerieae*. Вместе с тем по общему строению перикарпия *Gyrotaenia* обнаруживает сходство с некоторыми видами рода *Dendrocnide* (например, *D. latifolia*). На родство этих родов указывают отсутствие в обоих у околоцветника морфогенетической потенции к образованию мясистого дополнительного покрова плода и наличие этой способности у цветоложа и оси соцветия.

В трибе *Urticeae* преобладает Urtica-тип строения перикарпия, что отделяет ее от триб *Boehmerieae*, *Forsskaoleae* и *Parietarieae* и сближает с трибой *Elatostemeae*, с которой имеется сходство также по строению древесины (Bonsen, ter Welle, 1984). Однако в отличие от последней в *Urticeae* распространен вариант перикарпия Urtica, а в мезокарпии — оксалат кальция в виде друз, а не кристаллов.

Полученные данные не дают основания для выделения подтриб. Установленные Weddell (1856—1857) группы родов с разной формой плода и строением прилистников, подтвержденные результатами сравнительно-морфологического исследования пыльцевых зерен (Sorsa, Huttunen, 1975), не являются естественными по анатомическому строению плода. Форма плода — прямая или косая, по-видимому, не имеет того значения для установления степени родства между родами, какое придавал ей Weddell (1856—1857; 1869). Так, род *Nanocnide*, помещенный в одну группу с родами *Urtica*

и *Hesperocnide*, по анатомическому строению перикарпия более сходен с родами другой группы — *Obetia* и *Laportea* (секция *Fleurya*). Общим признаком является, кроме прочих, наличие на латеральных сторонах плода вблизи ребер более или менее выраженного валика из радиально удлиненных клеток мезокарпия.

Результаты исследования дают основания для пересмотра границ и объема некоторых родов. Род *Urtica*, по всей видимости, не является естественным таксоном. Подрод *Dendrourtica*, имеющий общую с другими подродами форму плода (прямую, а не косую), по анатомическому строению перикарпия (а именно, форме утолщений клеточных оболочек в наружном слое мезокарпия и складчатости эндокарпия) ближе к родам *Obetia* (особенно *O. tenax*), *Urera* и секции *Fleurya* рода *Laportea*. С двумя первыми родами он сходен и по жизненной форме.

Выявленное структурное разнообразие перикарпия в роде *Urera* (можно выделить, по крайней мере, 4 его варианта) согласуется с мнением Friis (1986, 1989) о неоднородности этого рода. Различающиеся по строению околоцветника пестичных цветков и жизненной форме, американские виды и виды Старого Света различны и по структуре перикарпия, а вид *Urera caracasana* обнаруживает строение перикарпия, близкое к типичному для рода *Urtica*. Эти данные говорят о необходимости ревизии рода.

Полученные результаты заставляют сомневаться в целесообразности объединения рода *Fleurya* и травянистых видов рода *Laportea* (Chew, 1969b). Секция *Fleurya* сходна по анатомии перикарпия с родом *Urtica* (вариант Urtica), а типовая секция, особенно мадагаскарские виды, — с родом *Dendrocnide* (вариант Laportea amberana). Вид *L. alatipes*, занимающий промежуточное положение между секциями по морфологическому строению плода (Chew, 1965), по признакам анатомического строения перикарпия, несомненно, относится к типовой секции. Вид же *L. disepala* следует, по нашему мнению, перенести в секцию *Fleurya*, куда он и входил ранее (Gagnepan, 1929—1930; Chew, 1965). После этой перестановки секции рода довольно резко (как самостоятельные роды) различаются по анатомическому строению перикарпия. Они различны также по роли околоцветника в формировании оболочки плода: в секции *Laportea* плоды опадают без околоцветника, а в секции *Fleurya* — с сохраняющимся околоцветником (Chew, 1969б). Наши данные показывают также, что вид *L. macrostachya*, выделяемый в отдельный род *Sceptrocnide* (Maximowicz, 1877), может быть включен в секцию *Fleurya* рода *Laportea*.

Полученные результаты дают возможность уточнить положение рода *Dendrocnide* в трибе *Urticeae*. Вопреки мнению Chew (1969a) о том, что род *Dendrocnide* близок с родом *Urera*, а не с *Laportea*, наши данные обнаруживают его родство с обоими родами. Общим с *Urera* является наличие перикарпия типа Urtica и близкого к нему, с большим числом слоев мезокарпия, а также сплошная танинсодержащая зона в мезокарпии. Признаки, общие с *Laportea*, — отсутствие в перикарпии некоторых видов кристаллоносного слоя и вертикальных тяжей утолщений в оболочке клеток экзокарпия, а также оксалат кальция в виде рафид в единичных клетках мезокарпия. Кроме того, присутствие у ряда видов рода *Dendrocnide* слизевых клеток в мезокарпии указывает на возможное родство этого древнего рода с родом *Poikilospermum*, систематическое положение которого остается неясным (Berg, 1989; Berg et al., 1990). Их родство подтверждается сходством по признакам вегетативных органов и цветка (Chew, 1969a; Berg et al., 1990) и по анатомии древесины (Bonsen, ter Welle, 1983). Можно предположить, что перикарпий *Poikilospermum* (Кравцова, 1995) носит производный характер по отношению к перикарпию *Dendrocnide*, так как состоит из меньшего числа более четко дифференцированных слоев.

Благодарности

В заключение благодарю за предоставленный материал кураторов Гербариев LE, L, K, JBSD и лично директора Национального Ботанического сада им. д-ра Р. М. Москосо Th. A. Zanoni (Доминиканская республика), И. А. Грудзинскую, С. M. Wilmot-

Dear (Кью, Англия), C. J. Chen (Китай), Krishna Shrestcha (Непал), М. В. Ракову (заповедник «Кедровая падь»), за присланную литературу — I. Friis, за помощь в работе на СЭМ — Л. А. Карцеву. За поддержку исследования и содействие в получении материала я очень признательна директору Миссурийского ботанического сада П. Рейвну. Работа выполнялась при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-48561).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т., Коновалов И. Н. Морфология плодов типа орех и орешек // Тр. БИН АН СССР. Морфология и анатомия растений. М.; Л., 1951. Сер. 7. Вып. 2. С. 170—192.

Артюшенко З. Т., Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л. 1986. 392 с.

Кравцова Т. И. Строение плода в трибе *Parietarieae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 12—29.

Кравцова Т. И. Формирование покровов плода и семени *Urtica dioica* и *U. cannabina* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 52—65.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия и семенной кожуры в семействе *Cecropiaceae* // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 5. С. 1—14.

Кравцова Т. И. Сравнительная анатомия перикарпия в трибе *Urticeae* (*Urticaceae*) // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (посвященной 150-летию со дня рождения И. П. Бородина). СПб., 1997. С. 74—75.

Кравцова Т. И., Гельтман Д. В. Анатомия и ультраскульптура перикарпия и семенной кожуры у представителей рода *Urtica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 27—44.

Кравцова Т. И., Яковлева О. В. Особенности строения кристаллоносных клеток в перикарпии *Urticaceae* // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (посвященной 150-летию со дня рождения И. П. Бородина). СПб., 1997. С. 185—186.

Мамкаев Ю. В. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная морфология. Киев, 1991. С. 33—56.

Меликян А. П. О признаках примитивности и специализации в типах семенных покровов цветковых растений // Докл. АН АрмССР. 1972. Т. 55. С. 239—243.

Меликян А. П. Сравнительная анатомия семенной кожуры *Hamamelidales* и близких порядков в связи с их систематикой // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1973. 51 с.

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Bechtel A. R. The floral anatomy of the *Urticales* // Amer. J. Bot. 1921. Vol. 8. P. 386—410.

Berg C. C. Dispersal and distribution of the *Urticales* — an outline // Sobderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg, 1983. Vol. 7. P. 219—229.

Berg C. C. Systematics and Phylogeny of the *Urticales* // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Spec. volume N 40B. Oxford, 1989. Vol. 2. P. 193—220.

Berg C. C., Akkermans R. W., van *Heusden E. C. Cecropiaceae*: *Coussapoa* and *Pourouma* // Flora Neotropica. Monogr. N. Y., 1990. N 51. P. 1—209.

Bonsen K. J., ter Welle B. J. H. Comparative wood and leaf anatomy of the *Cecropiaceae* (*Urticales*) // Bull. Mus. Nath. Hist. Natur. Paris, 1983. Sér. 4. N 5. Sect. B. Adansonia N 2. P. 152—177.

Bonsen K. J., ter Welle B. J. H. Systematic wood anatomy and affinities of the *Urticaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1984. Bd 105. H. 1. P. 49—71.

Chen C.-J. Sphaerotylos C. J. Chen — a remarkable new genus of *Urticaceae* from China, with notes on the stigmas of the family // Acta Phytotaxon. Sin. 1985. Vol. 123. N 6. P. 444—456.

Chen W.-L. Laportea and allied genera // Gard. Bull. Singapore. 1965. Vol. 21. Pt 2. P. 195—208.

Chew W.-L. A monograph of *Dendrocnide* (*Urticaceae*) // Gard. Bull. Singapore. 1969a. Vol. 25. Pt 1. P. 1—104.

Chew W.-L. A monograph of *Laportea* (*Urticaceae*) // Gard. Bull. Singapore. 1969b. Vol. 25. Pt 1. P. 111—177.

Friis I. A synopsis of *Girardinia* (*Urticaceae*) // Kew Bull. 1981. Vol. 36. N 1. P. 143—157.

Friis I. A synopsis of *Obetia* (*Urticaceae*) // Kew Bull. 1983. Vol. 38. N 2. P. 221—228.

Friis I. The genus *Urera* (*Urticaceae*) in eastern tropical Africa // Nord. J. Bot. 1986. Vol. 5. N 6. P. 547—553.

Friis I. Distribution patterns and biological observations in the *Urticaceae* of sub-Saharan Africa, Madagascar, and the Mascarenes // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1988. Vol. 25. P. 527—542.

Friis I. The *Urticaceae*: a systematic review // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Special volume N 40B, Oxford, 1989. Vol. 2. P. 285—308.

Gagnepan F. Urticaceae // Flore generale de l'Indo-Chine. Ed. M. H. Lecomte. 1929—1930. T. 5. P. 828—921.

Harz G. O. Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin, 1885. Bd 98. S. 555—1362.

Hutchinson J. The genera of flowering plants. Oxford, 1967. Vol. 2. P. 178—195.

Kravtsova T. I. Fruit structure peculiarities in *Girardinia diversifolia* (*Urticaceae*) inhabiting the mountain areas of Old World tropics // Reg. Conf. on Environment and Biodiversity. Abstracts. Katmandu. 1994. Abstr. N 103. P. 33—34.

Leandri J. Urticaceae // Flore de Madagascar et des Comores. 1961. Vol. 56. P. 7—16.

Maximowicz C. J. Sceptrocnide // Bull. Acad. Sci. St. Petersburg. 1877. T. 22. P. 238—240.

Ramstad E. Les cellules intercalaires du pericarpe de l'ortie comme systeme transporteur // Arch. Inst. Bot. Liège. 1946—1947. Vol. 18. P. 638—644.

Ramstad E. Study of a special system of transportation in the epicarps of *Urticaceae* // J. Amer. Pharm. Assoc. 1954. Vol. 43. N 8. P. 457—460.

Sorsa P., Huttunen P. On the pollen morphology of the *Urticaceae* // Ann. Bot. Fennici. 1975. Vol. 12. P. 165—182.

Spjut R. W. A systematic treatment of fruit types // Mem. N. Y. Bot. Gard. 1994. Vol. 70. 182 p.

Takhtajan A. Evolutionary trends in flowering plants. 1991. Columbia Univ. Press, 241 p.

Weddell H. A. Monographie de la famille des Urticacées // Archiv. Mus. Hist. Nat. Paris, 1856—1857. T. 9. P. 1—591.

Weddell H. A. Urticacées // De Candolle A. (ed.). Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. 1869. Pars 16. 1. P. 32—235.

SUMMARY

The pericarp structure (PS) is examined in 51 species of 9 genera of the tribe *Urticeae* (except the genus *Urtica* studied earlier: Kravtsova, Geltman, 1994). PS of Urtica-type and a similar structure with more cell layers and often the tanniniferous zone in the mesocarp are predominant in *Urticeae*. The pericarp of this type is 4-layered with the mucilaginous exocarp, 2-layered mesocarp (the parenchymatous outer layer, the crystalliferous inner one) and the sclerified endocarp. In the widespread and most specialized Urtica-variant of the cognominal type, non-mucilaginous exocarp cells and usually (at least partly) cells of the outer mesocarp layer are tracheid-like, the former with thickenings (vertical strands) on the radial walls. This variant is common for *Urtica*, *Hesperocnide*, *Obetia*, *Nanocnide*, sect. *Fleurya* of *Laportea* and some *Urera* species. Within this group of taxa, diagnostic characters are mainly found in the outer mesocarp layer (homo-/heterogeneity of cells, shape of cell wall thickenings, cell contents, presence/absence of strongly radially elongated cells near ribs to form annular ridge or elevation on lateral fruit sides), as well as in the endocarp (folded or not, thick or thin), rarely (*Hesperocnide*) in the exocarp. Similar pericarp type, but devoid of crystalliferous layer and tracheid-like cells in the exocarp, and a structure with more cell layers and tanniniferous zone in the mesocarp, are found in *Dendrocnide* and the type section of *Laportea*. The special PS is found in *Girardinia*, with the palisade-like endocarp of macrosclereids, unique for the tribe and the family. The genus *Dendrocnide* is characterized by a large diversity of PS, the species differing by its thickness, cell size, number of cell layers and histological differentiation. Rather large fruits of some species have the primitive PS, i. e. multilayered, large-celled, with poorly differentiated mesocarp, devoid of crystalliferous layer and mucilage, sometimes with only solitary crystalliferous and mucilaginous cells in the mesocarp. In the genus *Dendrocnide*, decrease of fruit size to one-third was accompanied by a proportional decrease of the pericarp cells and formation of Urtica-type and variant, as well as a similar structure without crystalliferous layer. Besides, one vascular bundle in the ovary has reduced, and the accessory fruit cover, namely fruiting perianth, has developed from the perianth. Significance of fruit anatomical characters for taxonomy and phylogeny of *Urticeae* is shown. The position of *Gyrotaenia*, the genus differing from other *Urticeae* by the structure of the crystalliferous cells (thick septum separating two chambers with different mineral deposits) as well as lack of stinging hairs, is discussed. PS suggests the genera *Laportea*, *Urtica* and *Urera* to be not genuine. Pericarp characters point to a possible close affinity of *Dendrocnide* with the problematic genus *Poikilospermum* (*Cecropiaceae*).

УДК 581.9(470.23)

© Е. А. Глазкова

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФЛОРЫ ОСТРОВОВ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

E. A. GLAZKOVA. THE HISTORY OF THE FLORA OF THE ISLANDS IN THE EASTERN GULF OF FINLAND

Санкт-Петербургский государственный университет
E-mail: eglazkova@hotmail.com
Поступила 26.01.2000

На основе литературных данных, а также собственных исследований автора предпринята попытка восстановить основные этапы постгляциальной истории флоры островов восточной части Финского залива. Рассмотрено влияние человека на формирование флоры островов в историческом аспекте.

Ключевые слова: острова, Финский залив, флора, постгляциальная история, голоцен, антропогенное влияние.

Основные этапы формирования флоры островов восточной части Финского залива

Для восстановления истории формирования флоры островов восточной части Финского залива (Гогланд, Сескар, Мощный, Нерва, Большой Тютерс, Малый Тютерс, Малый, Соммерс, Кокор) был использован целый ряд работ по геологии, палеоботанике, археологии, геологии, палеогеографии (Berghell, 1896; Hackman, 1910; Благовещенский, Марков, 1938; Aario, 1940; Гричук, Гричук, 1950; Пьявченко, 1954; Нейштадт, 1957; Sauramo, 1958; Лисицына, 1959; Марков, 1960; Усикова и др., 1963; Гричук, 1964, 1966; Апухтин и др., 1965; Малясова, Спиридонова, 1965; Марков и др., 1965; Последний..., 1965; Миняев, 1966; Donner, 1966, 1969; Квасов и др., 1967; Серебряный, 1967; Геоморфология..., 1969; Квасов, Раукас, 1970; Квасов, 1975; Kessel, Raukas, 1979; Ребассоо, 1988; История..., 1990; Геология..., 1992; Veski et al., 1995, и др.), а также все имеющиеся флористические сведения, в том числе собственные данные автора (Глазкова, 1996, 1997, 1998, 1999).

Предварительная палеогеографическая история о-ва Гогланд дана в работе эстонских геологов (Veski et al., 1995) и основана на изучении расположения древних береговых линий, пыльцевом анализе и радиоактивной датировке (метод радиоактивного углерода ^{14}C). M. Sauramo (1958) описал древние береговые линии на Гогланде и оценил уровень послеледниковых морей. Согласно более поздним исследованиям (Donner, 1966, 1969; Kessel, Raukas, 1979), эти данные в основном соответствуют действительности, лишь некоторые стадии Йольдиевого моря и Балтийского ледникового озера получили в настоящее время несколько иную интерпретацию. Пыльцевой анализ был проведен Sauramo (1958): была исследована пыльца из озер Ветельярви, Линвалахденъярви и из болота Киппарлахтисуо. Позднее эстонские ученые изучали пыльцу из оз. Руоколахденъярви. Кроме того, имелись удовлетворительные данные, полученные методом радиоактивного углерода ^{14}C, при изучении последовательности отложений в оз. Руоколахденъярви и болоте Лоунаткоркиасуо (Veski et al., 1995).

Следует отметить, что восстановить историю формирования флоры островов в позднеледниковый и послеледниковый периоды чрезвычайно сложно, поскольку она

неразрывно связана с историей развития Балтийского моря и Финского залива. К сожалению, до сих пор не существует единой точки зрения на историю этих водоемов, не приняты и единые названия для обозначения фаз их эволюции (Марков и др., 1965; Серебряный, 1967; Квасов, 1975, и др.). Кроме того, значительно осложняет ситуацию малая достоверность пыльцевого анализа при изучении отложений, относящихся к позднеледниковому периоду.

Сложно сказать, когда наиболее высокие части о-ва Гогланд освободились от ледникового покрова и вод локальных ледниковых озер и стали свободными для заселения растениями. Принимая во внимание значительную высоту острова (абс. выс. 175.7 м над ур. м.), которая могла служить серьезным препятствием для уже тонкого льда во время окончательного отступления ледникового покрова с территории Финского залива, это могло случиться уже в конце невской стадии Валдайского оледенения, т. е. около 12 500—12 000 л. н. Возможно, древние береговые линии на высоте 120 м над ур. м., описанные Sauramo на скалах Хауккавуори на Гогланде, связаны с локальными ледниковыми озерами, сформировавшимися во время отступления ледника с территории Финского залива (Veski et al., 1995). В начале аллереда (около 11 800 лет назад) ледники отступили от возвышенности Пандивере в северной Эстонии и образовалось обширное Балтийское ледниковое озеро. В это время самые высокие части Гогланда образовывали архипелаг из 7 островков, а северная вершина Похъяскоркия была тогда лишь голой скалой, возвышавшейся над водной поверхностью всего на несколько метров. Изучение древнейших осадочных отложений на острове проясняет историю развития растительности Гогланда в позднем аллереде (~11 000—10 800 л. н.). В отложениях болота Лоунаткоркиасуо, относящихся к этому периоду, обнаружена пыльца *Betula nana* и *Salix polaris*, а также большое количество пыльцы *Pinus* и *Betula*. Эстонские ученые на основании этого делают вывод о том, что более крупные островки архипелага Гогланд были покрыты тундровой растительностью с *B. nana* и *S. polaris*, а значительное количество пыльцы *Pinus* и *Betula* объясняют дальним транспортом пыльцы из расположенных южнее территорий (Veski et al., 1995). Возможность такого транспорта пыльцы на большие расстояния была показана L. Aario (1940) для бесплодных участков финской Лапландии. Транспорт пыльцы мог осуществляться и из районов Приладожья, поскольку уже к концу межстадиала аллеред был облесен Карельский перешеек (Усикова и др., 1963; Малясова, Спиридонова, 1965). Здесь уместно подчеркнуть, что до сих пор не существует единого мнения относительно характера растительности на Северо-Западе России во время межстадиала аллеред. Так, некоторые ученые (Гричук, Гричук, 1950; Лисицына, 1959; Гричук, 1964, 1966; Марков и др., 1965) считают, что потепление в аллереде привело к формированию растительности, объединявшей в себе растения тундр, озер и болот, хвойных и лиственных лесов, степей. Другие исследователи (Пьявченко, 1954), подобно выше упомянутым эстонским ученым (Veski et al., 1995), делают вывод о тундровом или лесотундровом характере растительности в позднеледниковый период. Реконструкцию растительного покрова этого времени на Северо-Западе России в целом (и на островах в частности) затрудняет одно существенное обстоятельство: в большинстве случаев аллеред представлен осадками, образовавшимися в таких условиях, которые не исключают возможности попадания в них пыльцы термофильных видов в результате размыва межледниковых отложений (Последний..., 1965). Подводя итог вышесказанному, предположим, что значительное количество пыльцы *Pinus* и *Betula* в отложениях болота Лоунаткоркиасуо, относящихся к аллереду, объясняется не столько дальним транспортом пыльцы из уже облесенных районов, сколько существованием на Гогланде в позднем аллереде первичных возможностей для болот с сосной и березой. В этот период могли сохраниться и некоторые реликты приледниковой растительности. Происходила иммиграция на остров первых водных растений.

Похолодание в позднем дриасе привело к увеличению роли болотных группировок с *B. nana*. Согласно палеогеографической реконструкции эстонских ученых, на Гогланде сформировалась растительность типа сильно заболоченной кустарниковой

лесотундры с доминированием *Artemisia—Chenopodiaceae—Ranunculaceae—Saxifraga oppositifolia*, а также со злаками, осоками и карликовой березой. Однако первичное заселение островов могло осуществляться за счет луговых видов и видов низменных болот, о чем свидетельствует наличие в разрезах пыльцы представителей семейств *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Ranunculaceae* и др. На скалах, по-видимому, произрастала *Saxifraga oppositifolia*, возможно вместе с *Phleum alpinum*, *Solidago lapponica* и др. Значительное же количество пыльцы полыней и маревых в споровопыльцевых спектрах можно объяснить либо переотложением пыльцы из других слоев, либо осушением пляжей в связи с некоторой редукцией Балтийского ледникового озера (уровень его понизился примерно на 5 м) в верхнем дриасе. Возможно, различные сообщества с участием *Chenopodiaceae* и *Artemisia* были приурочены к небольшим депрессиям рельефа, где развивались почвы типа солодей (Благовещенский, Марков, 1938).

В начале пребореального периода, около 10 300 л. н., в результате отступления ледников от горы Биллинген в средней Швеции произошло резкое снижение уровня Балтийского ледникового озера (примерно на 25—26 м), морские воды проникли в его котловину и образовалось Йольдиевое море (Квасов, 1975). В это время архипелаг Гогланд состоял из восьми островков. Климат постепенно улучшался, господствовавшая ранее растительность быстро сменилась березовыми лесами. По-видимому, по-прежнему встречалась сосна. В течение пребореального периода озера Гогланда отделились от основного бассейна и остров потерял вид архипелага. Бывший озерный бассейн Лоунаткоркиасуо зарос, и стал накапливаться торф. К концу пребореального периода береза заняла почти все возможные местообитания, происходило образование торфяников. При понижении уровня Йольдиевого моря обнажились пески, подходящие для заселения их сосной.

Длительный отрезок времени, начиная с конца пребореального периода и в течение всего бореального периода, можно рассматривать как растянутый период освоения сосной территории островов и подготовки к последующей волне неморальных видов с юго-запада в атлантический период и постепенной смене сосновых лесов широколиственными лесами.

На протяжении всего бореального периода (9500—8200 л. н.) росла роль сосны в формировании растительности Гогланда. Вскоре климат и почвенный покров улучшились до такой степени, что позволили сначала *Alnus*, а затем дубняки смешанные и *Corylus* распространиться на острове. По всей видимости, на Гогланде встречались сосновые и березово-сосновые леса с примесью ольхи и широколиственных пород, о чем свидетельствует резкое увеличение содержания пыльцы широколиственных пород и ольхи в разрезах, относящихся к этому времени.

В бореальный период Йольдиевое море превратилось в Анциловое пресное озеро в результате изостатического поднятия средней Швеции и замыкания Средне-Шведского морского пролива (Последний..., 1965; Квасов, 1975). По-видимому, в стадию Анцилового озера наиболее высокая часть о-ва Большой Тютерс стала свободной для первичного заселения растениями, в том числе и с Гогланда. Уровень Анцилового озера быстро повышался, пока не достиг высоты Дарского порога, что вызвало перелив через этот порог и регрессию озера в конце бореального периода (Квасов, 1975). Регрессия Анцилового озера вызвала обмеление и зарастание прибрежных озер, что способствовало дальнейшему образованию торфяников на островах.

В начале атлантического периода (~8000 л. н.) на островах Гогланд и Большой Тютерс широкое распространение получили дуб, лещина и, возможно, липа; окончательно сформировались сосняки с широколиственными элементами, а в понижениях рельефа — черноольшаники. Помимо лесов с широколиственными элементами на островах по-прежнему хорошо были представлены боры. Господствовавший во время климатического оптимума голоцена теплый и влажный климат способствовал иммиграции на острова Большой Тютерс и Гогланд многих видов, особенно неморальных элементов. По всей вероятности, именно в этот период произошла иммиграция на острова таких видов, как *Lathyrus vernus*, *Carex vaginata*, *Milium effusum*, *Anemonoides nemorosa*, *Sanicula europaea*, *Poa nemoralis*, *Galium intermedium*, *G. odoratum*, *Hepatica nobilis*,

Stellaria holostea, *Neottia nidus-avis*, *Viola mirabilis* и др. Отепляющее влияние Балтики позволило целому ряду неморальных элементов, распространившихся на острова в атлантический период, уцелеть здесь вплоть до настоящего времени. Поскольку на значительном протяжении атлантического периода господствовали юго-западные ветры, это способствовало иммиграции на острова анемо- и гидрохорных видов с юго-запада и запада. В стадию Литоринового моря происходило постоянное отступление моря, конфигурация Гогланда приобрела вид, сходный с современным; бóльшая часть о-ва Большой Тютерс стала свободной для заселения растениями. Не позднее, чем в период Литоринового моря на острова иммигрировали многие галофильные виды, например: *Juncus gerardii*, *Triglochin maritimum*, *Spergularia salina*, *Glaux maritima* и др. Этому способствовал и несколько более высокий уровень солености Литоринового моря по сравнению с соленостью современной Балтики. В конечной стадии Литоринового моря увеличилась роль черной ольхи. Продолжалось формирование торфяников.

В последовавший за атлантическим периодом суббореальный период ель достигла островов. Довольно широко были еще распространены хвойно-широколиственные леса с подлеском из лещины и черноольшаники. В суббореальный период окончательно сформировалась древняя морская терраса в восточной части о-ва Большой Тютерс (по А. В. Амонтову, П. Е. Москаленко, неопубл.). На более молодых береговых валах образовались первичные можжевеловые заросли. Конфигурация о-ва Большой Тютерс стала сходной с современной. По-видимому, в суббореальный период из вод Лимниевого моря поднялись сначала острова Нерва и Соммерс, а несколько позднее, в конце периода, Мощный, Малый, Малый Тютерс и Сескар. Основное развитие этих островов произошло за счет дюн. На образовавшиеся острова распространились березовые, сосновые и сосново-березовые леса. Вдоль морских побережий продолжали распространяться многие галофильные виды. Очевидно, в этот период окончательно сформировались сообщества низинных болот. Сосна продолжала доминировать на большинстве островов в течение всего суббореального периода.

В более влажный и прохладный субатлантический период на большинстве островов, как и на всем Северо-Западе России, широко распространились еловые леса. Некоторое похолодание климата в субатлантический период привело к практически полному исчезновению широколиственных пород на островах. Влажный и ровный климат субатлантического периода способствовал дальнейшему развитию верховых болот и заболоченных пространств. Продолжалась иммиграция водных и прибрежных растений, в том числе дюнных и галофильных видов, например: *Lathyrus maritimus*, *Honckenya peploides*, *Angelica litoralis* и др. В этот период на острова могли распространиться *Carex glareosa*, *C. mackenziei*, *Trichophorum cespitosum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Potentilla egedii*, *Myrica gale*, *Frangula alnus*, *Chamaepericlymenum suecicum* и др. В субатлантический период, по-видимому, началось формирование островков, расположенных к западу от о-ва Сескар, в том числе и о-ва Кокор. Возможно, их образование связано с прорывом Невы, произошедшим примерно 2300—2000 лет назад в результате Ладожской трансгрессии. По-видимому, с этим связано и окончательное формирование дюн, песчаных перемычек и кос на островах.

В конце субатлантического периода леса на островах приобрели более-менее современный облик. Широколиственные породы практически исчезли (лишь на Гогланде кое-где и в настоящее время встречается *Tilia cordata*), преобладать везде стала сосна, наряду с ней береза и черная ольха в понижениях рельефа. На более плодородной почве на некоторых островах сформировались ельники. Продолжалось развитие морских побережий.

Влияние деятельности человека на формирование флоры островов

На формирование флоры островов большое влияние оказал человек. По мнению археологов (Hackman, 1910), уже в VI в. существовала связь между Скандинавией и государствами на южном побережье Финского залива. VI век — время экспансии

викингов на юг, когда они вполне могли осуществить попытку достичь земель, лежащих к востоку от Скандинавии. В этой связи острова, расположенные на полпути между финскими шхерами и устьем р. Наровы, могли играть важную роль в качестве перевалочной базы для викингов.

В дальнейшем, по-видимому вплоть до XVII в., острова использовались только как временные места отдыха для рыбаков и охотников. В этот период влияние деятельности человека на флору островов было относительно невелико. Тем не менее пребывание людей на островах могло служить причиной пожаров, уничтожавших иногда значительные лесные массивы на островах. Не исключена также возможность существования временных поселений на крупных островах в XV—XVII вв., а следовательно, использование ряда островов в качестве пастбищ и сенокосов.

С середины XVIII в. начинается период интенсивного вмешательства человека в развитие островных экосистем (в первую очередь это касается крупных островов), который продолжался вплоть до 1939 г. Именно в XVIII в. в связи с развитием мореходства и потребностью в маяках возникли первые финские поселения на островах Гогланд, Сескар, Мощный, Большой Тютерс. Степень влияния человеческой деятельности на флору того или иного острова определялась его ландшафтной структурой и размерами. В зависимости от своего природного потенциала определенные участки островов могли служить в качестве пастбищ, сенокосов или пахотных земель. Скалистые или полностью песчаные мелкие острова (Соммерс, Нерва, Малый, Малый Тютерс), к тому же расположенные на значительном расстоянии от крупных населенных островов, были непригодны для пастбищ и сенокосов. Острова Соммерс и Нерва, представляющие собой голые гранитные лбы, практически не посещались людьми. Острова Малый, Малый Тютерс и Кокор служили главным образом местами отдыха рыбаков и охотников. Все крупные острова (Гогланд, Мощный, Сескар и Большой Тютерс) со сложной ландшафтной структурой вплоть до 1939 г. были густо населены. Согласно переписи населения 1921 г. на островах насчитывалось: Сескар — 848 человек, Гогланд — 1000, Мощный — 1337, Большой Тютерс — 546 человек. Эти острова были подвержены значительному антропогенному воздействию: отдельные участки использовались под пашни, огороды, сады, сенокосы, пастбища. Разводимый местными жителями крупный и мелкий рогатый скот сильно вытаптывал растительность побережий. По-видимому, чтобы освободить территории под обрабатываемые земли и для постройки домов, вырубали лес, осушали болота. Строились ветряные мельницы, каменные изгороди, дороги. На скалистых островах производилось дробление гранита, который доставляли на материк для мощения улиц в городах. Активно велась торговля. Ввозили зерно и лен, которые обрабатывались непосредственно на островах. На некоторые острова из-за ограниченной площади сенокосов завозили также сено с материка. В этот период островная флора существенно обогатилась антропофитными видами (Brenner, 1871, 1884; Saelan, 1900; Olsoni, 1926, 1936; Häyrén, 1943; Jalas, 1948). Хорошо была представлена на островах группа агрофитов. Некоторые виды специально были завезены местными жителями, например: *Anchusa officinalis*, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Corylus avellana*, многие виды рода *Rosa*, *Aesculus hippocastanum*, *Crataegus sanguinea*, *Lavatera thuringiaca*, *Malva neglecta* и др. Более того, на острова Соммерс и Гогланд с материка специально завозили землю. Суходольные луга на о-ве Гогланд не являются естественными, они образовались в результате осушения местными жителями болота и завоза земли с эстонского побережья (Schrenk, 1841). На островах Большой Тютерс, Сескар и Мощный суходольные луга образовались на местах поселений в результате рубки леса и ежегодного сенокошения, а также выпаса скота. Человек нередко служил причиной лесных пожаров, возникающих на островах. Например, достоверно известно, что пожар 1824 г. на Гогланде уничтожил бóльшую часть старого леса, так что значительная площадь Гогланда в настоящее время занята довольно молодым лесом (Välikangas, 1937). Ландшафтная структура островов за период с середины XVIII в. до 1939 г. сильно изменилась за счет появившихся антропогенных биотопов.

С 1939 г. острова стали частью Советского Союза и зоной строгого пограничного режима. Постоянные поселения на островах перестали существовать. Финны, проживавшие на островах, вернулись в Финляндию. В течение почти 60 лет на островах практически не велась никакая хозяйственная деятельность. Постепенно исчезли поля, были заброшены сады и огороды. Антропогенное воздействие на флору островов резко сократилось и, как следствие того, сократилось число антропофитных видов на островах. В первую очередь исчезли сорняки хлебных злаков и пропашных культур (*Agrostemma githago*, *Centaurea cyanus*, *Euphorbia helioscopia*, *Camelina sativa*, *Lamium amplexicaule*, *Neslia paniculata*, *Raphanus raphanistrum*, *Bromus arvensis*, *Bromus secalinus*, *Lolium remotum*, *L. perenne* и др.), т. е. сегетальные виды, а также некоторые рудеральные. Ландшафт островов изменился.

В настоящее время на некоторых островах (Большой Тютерс, Мощный, Соммерс, Гогланд, Сескар) живут лишь несколько семей, обслуживающих маяки, и военные. Постоянное население на всех островах отсутствует. Острова Нерва, Малый, Малый Тютерс, Кокор необитаемы и посещаются людьми крайне редко. Отдельные участки обитаемых островов используются в качестве сенокосов и пастбищ. Полей на островах нет, разрабатываются лишь небольшие огороды возле домов. На крупных обитаемых островах держат коров, свиней, овец и коз; на о-ве Соммерс — только коз. Необитаемые острова посещаются рыбаками, охотниками и яхтсменами в основном летом и осенью. В течение последних нескольких лет (с 1994 по 1998 г.) временное население некоторых островов (Мощный, Гогланд) сократилось более чем в 2 раза и, как следствие этого, существенно снизилось воздействие человека на флору островов. Однако, как и прежде, человек часто является причиной возникающих время от времени лесных пожаров на островах. Особенно сильно пострадал от пожаров в последние годы о-в Гогланд. Так, в результате пожара в 1995 г. сгорела часть основного леса вокруг оз. Руоколахденъярви (Купальное). Последний серьезный пожар на Гогланде в 1996 г. уничтожил почти 100 га соснового леса от северного склона горы Похъяскоркия до мыса Северный (Похъясриви). В целом же в последнее время островные экосистемы развиваются при незначительном воздействии человека.

Благодарности

Автор выражает сердечную благодарность Р. В. Камелину за ценные советы при написании данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Апухтин Н. И., Экман И. М., Яковлева С. В. Новые доказательства существования позднеледникового Беломорско-Балтийского морского пролива на Онежско-Ладожском перешейке // Baltica. Вильнюс, 1965. Т. 2. С. 99—114.

Благовещенский Г. А., Марков К. К. Ландшафты Северо-Запада европейской части СССР в их эволюции в поздне- и послеледниковое время // Проблемы физической географии. 1938. Вып. 5. С. 113—150.

Геология Финского залива / Под ред. А. Раукаса, Х. Хюваринена. Таллинн, 1992. 1330 с.

Геоморфология и четвертичные отложения Северо-Запада европейской части СССР / Под ред. Д. Б. Малаховского, К. К. Маркова. Л., 1969. 69 с.

Глазкова Е. А. Краткий очерк флоры и растительности острова Гогланд (Финский залив) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 12. С. 75—80.

Глазкова Е. А. О флоре острова Большой Тютерс (Финский залив) // Вестн. СПбГУ. 1997. Сер. 3. Биология. № 10. Вып. 2. С. 37—45.

Глазкова Е. А. Флористические находки на островах восточной части Финского залива // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 131—133.

Глазкова Е. А. Флора островов восточной части Финского залива: состав, анализ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 22 с.

Гричук В. П., Гричук М. П. К вопросу о характере приледниковых ландшафтов северо-восточной Прибалтики // Вопросы географии. 1950. № 23. С. 121—143.

Гричук В. П. Основные черты растительности Русской равнины в четвертичном периоде // Современные проблемы географии. 1964. С. 201—207.

Гричук В. П. Гляциальные флоры Русской равнины // Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. 1966. С. 189—196.

История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки / Под ред. Д. Д. Квасова. Л., 1990. 279 с.

Квасов Д. Д., Баканова И. П., Давыдова Н. Н. Основные вопросы позднеледниковой истории восточной Балтики // Baltica. Вильнюс, 1967. Т. 4. С. 65—92.

Квасов Д. Д., Раукас А. В. О позднеледниковой истории Финского залива // Изв. ВГО. 1970. Т. 102. № 5. С. 432—438.

Квасов Д. Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л., 1975. 275 с.

Лисицына Г. Н. Вопросы палеогеографии позднеледникового времени на территории Северо-Запада европейской части СССР и Сибири. М., 1959. С. 13—38.

Малясова Е. С., Спиридонова Е. А. Новые данные по стратиграфии и палеографии голоцена Карельского перешейка // Baltica. Вильнюс, 1965. Т. 2. С. 115—123.

Марков К. К. Синтез истории Балтийского моря // Изв. АН СССР. 1960. Сер. география. № 1. С. 105—117.

Марков К. К., Лазунов Г. И., Николаев В. А. Четвертичный период. М., 1965. Т. 1. 372 с.

Миняев Н. А. История развития флоры Северо-Запада европейской части РСФСР с конца плейстоцена: Доклад к работе на соискание ученой степени д-ра биол. наук. Л., 1966. 38 с.

Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 404 с.

Последний европейский ледниковый покров / Под ред. И. П. Герасимова. М., 1965. 220 с.

Пьявченко К. И. О природе нижнего максимума ели в торфяниках // Докл. АН. 1954. Т. 95. № 5. С. 1093—1096.

Ребассоо Х.-Э. А. Флора и растительность островков восточной части Балтийского моря: Докл. к работе на соискание ученой степени д-ра биол. наук. Л., 1988. 32 с.

Серебряный Л. Р. Некоторые вопросы позднечетвертичной истории Балтийского моря // История озер Северо-Запада. М., 1967. С. 185—193.

Усикова Т. В., Клейменова Г. И., Джиноридже Р. Н. Поздне- и послеледниковая история развития района Ленинграда // Baltica. Вильнюс, 1963. Т. 1. С. 150—173.

Aario L. Waldgrenzen und Subrezenten Pollenspectrum in Petsamo, Lapland // Ann. Acad. Sci. Fenn. 1940. Bd 54. N 8. 120 S.

Berghell H. Bidrag till kännedomen om södra Finlands kvartära nivåförändringar // Bull. Comm. Géol. Finlande, 1896. N 5. S. 1—56.

Brenner M. Bidrag till kännedom af Finska vikens övegetation // Not. Sällsk. Fauna Fl. Fenn. Förh. 1871. Bd 11. Ny ser. 8. S. 1—38, 445—448.

Brenner M. Bidrag till kännedom af Finska vikens övegetation. III. Tillägg till Hoglands Fanerogamflora // Medd. Soc. Fauna Fl. Fenn. 1884. Bd 11. Ny ser . 13. S. 32—40.

Donner J. A comparison between the late-glacial and post-glacial shorelines in Estonia and south-western Finland // Soc. Sci. Fennica, Comment. Phys.-Math. 1966. Vol. 31. N 11. 14 p.

Donner J. Land/sea level changes in southern Finland during the formation of the Salpausselkä endmoraines // Bull. Geol. Soc. Finland, 1969. N 41. P. 135—150.

Hackman A. Ett Fortfund på Tytärsaari i Finska viken // Kaukomieli. Helsinki, 1910. S. 45—58.

Häyrén E. Antropokorer och apofyter i Şuurkylä på Hogland sommaren 1939 // Memor. Soc. Fauna Fl. Fenn. 1943. Ny ser. 18. S. 65—67.

Jalas J. Kasvistollisia tietoja Seiskarista // Archivum Soc. Vanamo. 1948. N 1. S. 110—116.

Kessel H., Raukas A. The ancient shorelines and the development of the Baltic coastal regions in Late Pleistocene and Holocene times. Estonia // The Quaternary history of the Baltic. 1979. P. 127—136.

Olsoni B. Växtvärlden på Tytärsaari och Säyvi // Memor. Soc. Fauna Fl. Fenn. 1926. Ny ser. 2. S. 48—56.

Olsoni B. Botanisk från Lavansaari, Seiskari och Penisaari // Memor. Soc. Fauna Fl. Fenn. 1936. Ny ser. 13. S. 19—21.

Saelan Th. Några anteckningar om Floran på Hogland // Medd. Soc. Fauna Fl. Fenn. 1900. Ny ser. 25. S. 73—81.

Sauramo M. Die Geschichte der Ostsee // Ann. Acad. Sci. Fenn. 1958. Ser. A3. N 51. 522 S.

Schrenk A. G. Skizze der Vegetation auf der Insel Hochland im Finischen Meerbusen // Beiträge Kenntniss Russischen Reiches. 1841. Bd 4. Ny ser. 4. S. 143—162.

Veski S., Heinsalu A., Vassiljev J. Paleogeographical and vegetational history of the island of Suursaari (Hogland), Gulf of Finland: Preliminary results // Eesti Looduseuurijate Seltsi Aastaraamat. 1995. K. 76. Lk. 194—207.

Välikangas I. Qualitative und quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna der isolierten Insel Suursaari im Finnischen Meerbusen. I. Die Landvogelfauna // Ann. Acad. Sci. Fenn. 1937. Ser. A. N 5. S. 1—236.

SUMMARY

A reconstruction of the post-glacial development of the flora of the islands in the eastern Gulf of Finland is offered mainly on the base of published sources, as well as the author's studies. The human impact on the flora of the islands during the historic times is discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 631.523:604.721

© Л. С. Санкин, О. В. Мочалова, Л. И. Тихомирова

ОСОБЕННОСТИ МЕЙОЗА В ПЫЛЬНИКАХ У СЕСКВИДИПЛОИДНОГО СМОРОДИНО-КРЫЖОВНИКОВОГО ГИБРИДА

L. S. SANKIN, O. V. MOCHALOVA, L. I. TIKHOMIROVA. CHARACTERISTICS OF THE MEIOSIS IN ANTHERS OF A SESQUIDIPLOID CURRANT-GOOSEBERRY HYBRID

НИИ садоводства Сибири им. М. А. Лисавенко
656045 Барнаул, Змеиногорский тракт, 49
Поступила 07.04.2000

Изучен микроспорогенез у сесквидиплоидного гибрида 2034, полученного от скрещивания смородино-крыжовникового амфидиплоида с сортом черной смородины. Нарушения отмечены на всех стадиях 1-го и 2-го деления мейоза в результате низкой конъюгации негомологичных хромосом и беспорядочного поведения хромосом крыжовника. В результате образуется около 90% анеуплоидной пыльцы с низкой жизнеспособностью.

Ключевые слова: смородина черная, крыжовник, сесквидиплоид, геном, микроспорогенез, фертильность пыльцы, плоидность потомства.

Для выведения сортов черной смородины, устойчивых к болезням, вредителям и неблагоприятным факторам среды, в пределах вида *Ribes nigrum* L. недостает доноров с необходимыми свойствами. Поэтому важно использование в качестве доноров растений генетически отдаленных видов смородины: американской (*R. americanum* Mill.), красной (*R. rubrum* L.), золотой (*R. aureum* Pursh) и крыжовника (*Grossularia reclinata* (L.) Mill.), имеющих необходимые достоинства, равные с черной смородиной числа хромосом (2n = 16), но не совместимых с ней на обычном диплоидном уровне и дающих при гибридизации только стерильное потомство.

Попытки нескольких поколений исследователей на протяжении более 100 лет решить эту проблему селекционными методами успехов не имели, лишь после разработки приемов и методов экспериментальной полиплоидии в ряде стран были получены плодовитые гибриды черной смородины с перечисленными видами (обладающими ценными качествами родительских форм) при переводе стерильных амфигаплоидов (2n = 16) на тетраплоидный уровень плоидности (2n = 32).

В Швеции, Англии, Германии, России и других странах были созданы амфидиплоидные гибриды (2n = 32) черной смородины с крыжовником (Nilsson, 1955; Knight, Keep, 1964; Петров и др., 1968; Щапов, Привалов, 1974; Чувашина, Турдыкулов, 1975; Murawski, 1977; Bauer, 1978; Санкин, 1990, 1997). Плодовитые тетраплоидные гибриды черной смородины с красной и с золотой смородинами были получены в Швеции и России (Nilsson, 1960; Санкин, 1988), амфидиплоидные гибриды черной и американской — в России (Санкин, 1988; Санкин, Санкина, 1996; Sankin, Sankina, 1997).

К сожалению, все типы амфидиплоидных гибридов для дальнейшей селекции могут использоваться лишь на тетраплоидном уровне из-за нескрещиваемости с исходными родительскими формами. Однако в нескольких случаях при настойчивой работе селекционерам удалось преодолеть этот порог биологической несовместимости гетероплоидных форм и был открыт путь для интрогрессии в диплоидные растения

черной смородины генетического материала отдаленных видов смородины и крыжовника через сесквидиплоидные (аллотриплоидные) гибриды (2п = 24).

Так, в Англии, на Ист-Моллингской опытной станции, и в России, в Научно-исследовательском институте садоводства Сибири им. М. Л. Лисавенко (НИИСС), были получены сесквидиплоиды от скрещивания амфидиплоидных смородино-крыжовниковых гибридов с диплоидной черной смородиной (Knight et al., 1974; Санкин, 1988). Сесквидиплоидные формы от гибридизации тетраплоидных амфидиплоидов смородина черная × американская с диплоидными растениями черной смородины и спонтанный сесквидиплоид от амфигаплоида смородина черная × золотая впервые были выделены в НИИСС (Санкин, 1988; Санкин, Санкина, 1996).

Цитологическому изучению смородино-крыжовникового сесквидиплоида 2034 посвящена настоящая статья. Гибрид получен от скрещивания амфидиплоидного смородино-крыжовникового гибрида (2n = 32) с диплоидным сортом черной смородины 2n = 16). Он имеет мужскую стерильность и женскую фертильность. В семенных потомствах сесквидиплоида 2034, полученных от гибридизации с диплоидными растениями черной смородины, выявлено при цитологическом анализе 87 % диплоидных сеянцев, 11 % анеуплоидных растений диплоидного типа и по 1 % сесквидиплоидов и тетраплоидов вместе с анеуплоидами тетраплоидного типа (2п = 31). Эти результаты свидетельствуют о том, что у экспериментального сесквидиплоидного гибрида присутствуют и функционируют как гаплоидные, так и диплоидные и анеуплоидные женские гаметы.

Целью цитологического анализа было выявление причины мужской стерильности путем изучения процесса микроспорогенеза и особенностей формирования мужского гаметофита в соотношении с конечной фертильностью и жизнеспособностью пыльцевых зерен, уточнить частоты формирования и функционирования гамет различного хромосомного состава, а также определить возможность обмена генетических локусов и хромосом отдаленных геномов для внесения ценных признаков в геном черной смородины.

Материал и методика

Для изучения особенностей микроспоро- и микрогаметогенеза у сесквидиплоидного смородино-крыжовникового гибрида 2034 (2п = 24) срезанные в поле ветки с цветочными почками помещали в воду в лабораторных условиях. Цветки на необходимой стадии развития фиксировали в растворе ацеталкоголя (три части 70 % этилового спирта и одна часть ледяной уксусной кислоты) в течение суток. Пыльники на стадии первого митотического деления в пыльцевых зернах для лучшего разброса хромосом предобрабатывали в смеси равных частей насыщенного раствора парадихлорбензола и 0.2 М раствора 8-оксихинолина в течение 2 ч. Готовили давленые препараты, окрашенные уксусным гематоксилином, по методике ЦГЛ им. И. В. Мичурина (Топильская и др., 1975). Зрелые пыльцевые зерна для выявления процента фертильных окрашивали кармином по общепринятой методике (Паушева, 1980). Пыльцу проращивали на искусственной питательной среде, содержащей 1 % агара, 15 сахарозы и 0.001 % борной кислоты.

Результаты и обсуждение

Мейоз у сесквидиплоида протекает крайне асинхронно даже в пределах одного и того же пыльника. Практически во всех материнских клетках пыльцы (МКП) на стадии метафазы I обнаружено формирование бивалентов, тривалентов и унивалентов. Биваленты и триваленты обычно размещаются в центре клетки, образуя правильную метафазную пластинку, а униваленты, как правило, беспорядочно разбросаны по веретену деления и за его пределами в цитоплазме мейоцита. Некоторые униваленты

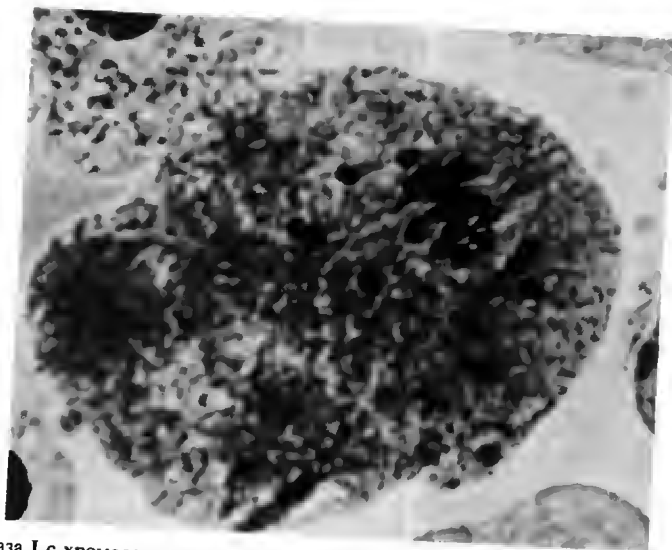


Рис. 1. Метафаза I с хромосомными ассоциациями 2(III)+6(II)+6(I) у сесквидиплоидного гибрида 2034, ×1800.

забегают по веретену к одному или к обоим полюсам. Наиболее распространенной формулой хромосомных ассоциаций была 2(III) + 6(II) + 6(I) (рис. 1), что свидетельствует о том, что геном одной родительской формы повторен дважды, а геном второй находится в единственном числе. Так как аутосиндез (конъюгация гомологичных хромосом) всегда имеет преимущество перед аллосиндезом (конъюгацией негомологичных хромосом) (Фадеева, 1978; Vorsa, 1989), очевидно, что в образовании шести бивалентов и двух тривалентов принимают участие хромосомы черной смородины, в то время как унивалентами остаются хромосомы крыжовника. Однако 2 хромосомы крыжовника могут входить в состав 2 тривалентов, показывая частичный аллосиндез неродственных хромосом и свидетельствуя о наличии близких повторов ДНК в геномах черной смородины и крыжовника. Соединение хромосом в триваленты может быть последовательным в виде цепочки, частично замкнутой цепочки, а также У-образным (рис. 2).

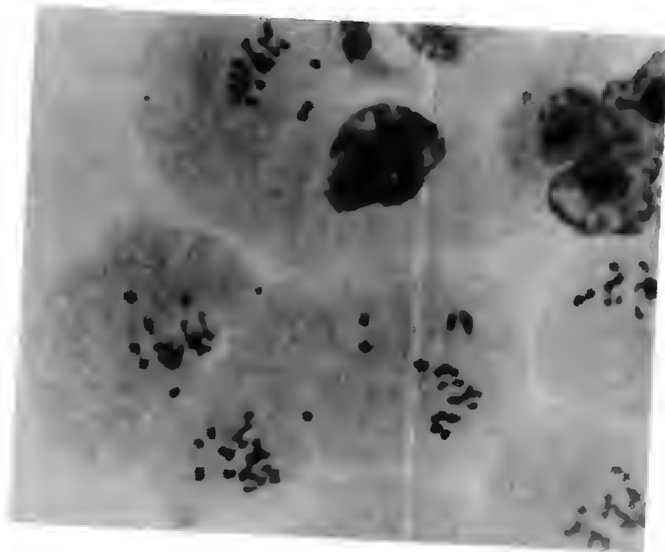


Рис. 2. Типы хромосомных ассоциаций в метафазе I, ×750.

ТАБЛИЦА 1

Количество нарушений на разных стадиях микроспорогенеза у смородино-крыжовникового гибрида 2034 (2n = 24)

Фаза мейоза	Исследовано клеток	Из них с нарушениями	
		шт.	%
Метафаза I	56	56	100.0
Анафаза I	104	102	98.0 ± 1.37
Телофаза I	238	183	77.7 ± 2.69
Метафаза II	162	162	100.0
Анафаза II	175	175	100.0
Телофаза II	194	194	100.0
Спорады	404	397	98.3 ± 0.64
Всего	1333	1269	95.1 ± 0.59

В анафазе I у большей части МКП триваленты, распадаясь на униваленты или унивалент и бивалент, расходятся к разным полюсам, но в редких случаях тривалент полностью отходит к одному полюсу. Такая аномалия, как забегание хромосом, отмечающаяся на стадии метафазы I, к концу анафазы I теряет свое значение, так как основная хромосомная группа настигает хромосомы, опередившие ее, и в результате образуется общее дочернее ядро (табл. 1). Биваленты, состоящие из хромосом черной смородины, в большей части мейоцитов нормально распадаются и расходятся к полюсам клетки. Униваленты крыжовника ведут себя по-разному. Часть унивалентов распределяется между полюсами, либо забегая, либо находясь в основной массе хромосомных групп (рис. 3). Некоторая часть унивалентов (от 1 до 4) задерживается на экваторе или в области, близкой к нему (рис. 4), и в то время, когда основная масса хромосом формирует дочерние ядра на полюсах, приступает к делению в виде расщепления. Расщепление унивалентов проходит совершенно своеобразно; они делятся сразу не только продольно, но и по центромере (рис. 5). Образовавшиеся фрагменты некоторое время остаются связанными между собой, но

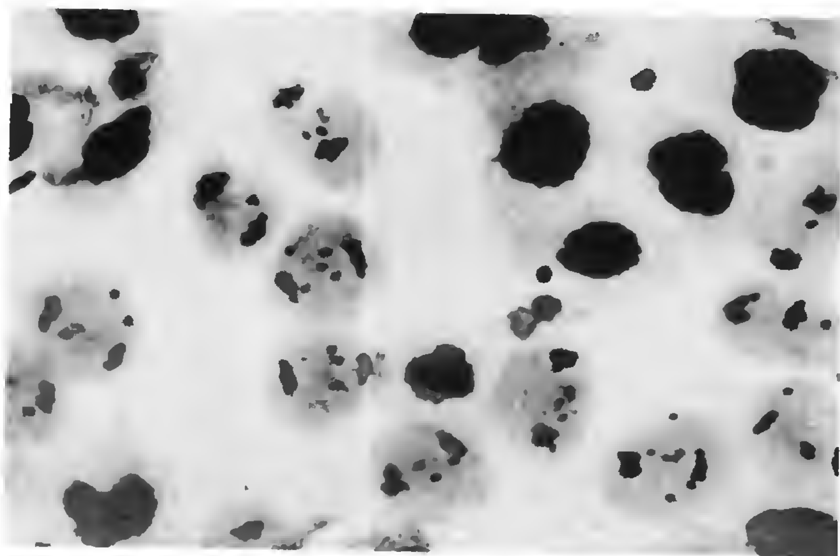


Рис. 3. Типы поведения унивалентов в анафазе I, ×750.

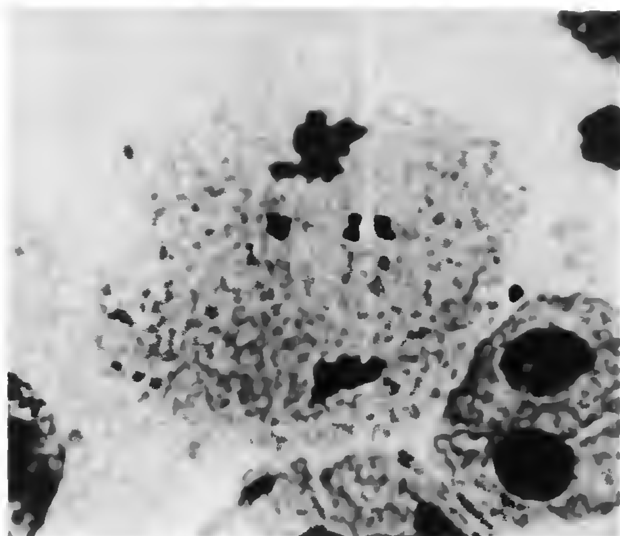


Рис. 4. Отставания хромосом на середине веретена в анафазе I, × 1200.

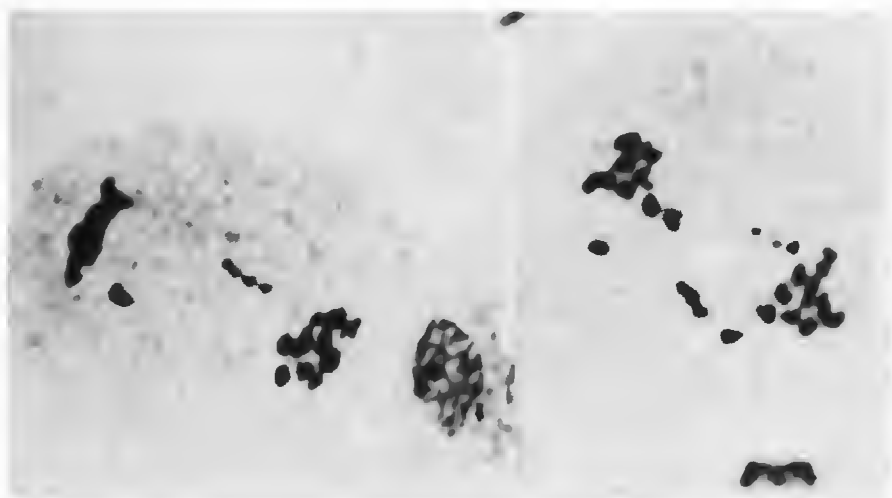


Рис. 5. Расщепление и разрушение унивалентов в анафазе I, × 1200.

затем распадаются и элиминируют. Элиминация фрагментов унивалентов крыжовника продолжается до стадии метафазы II. Не подвергшиеся элиминации униваленты крыжовника, выброшенные за пределы основных хромосомых групп, расщепляют основное веретено деления (рис. 6), стремятся обособиться и сформировать дополнительные мелкие крыжовниковые ядра.

Численное распределение хромосом во время прохождения анафазы I, как правило, имеет тенденцию в основных хромосомных группах быть примерно равными по 10—13 хромосом (табл. 2).

Телофаза I характеризуется тем, что процент нарушений на этой стадии заметно снижается. Основным отклонением от нормы является формирование в диадах дополнительных ядер различной величины, по-видимому образовавшихся из хромосом крыжовника, выброшенных к периферии клетки (табл. 3).

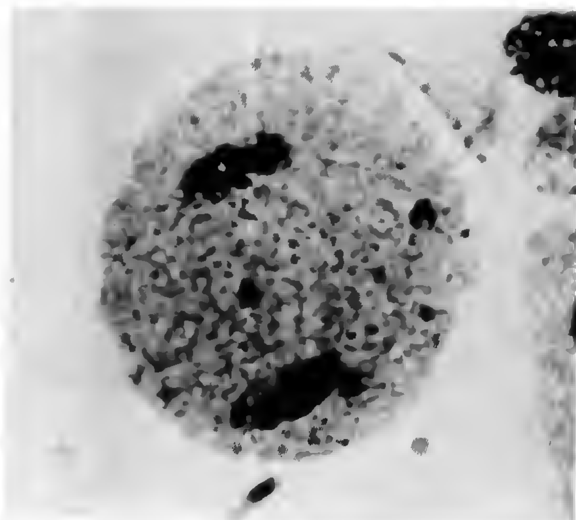


Рис. 6. Расщепление веретена деления в анафазе II, × 1200.

На стадии метафазы II число мейоцитов с нарушениями деления вновь существенно возрастает, достигая 100 %. В большинстве микроспороцитов наблюдается присутствие дополнительных веретен деления, образованных хромосомами крыжовника, разбросанными в цитоплазме клетки дополнительно к 2 основным метафазным пластинкам или 4 основным хромосомным группам в анафазе II (табл. 1, рис. 7). Фактически каждая отдельная хромосома крыжовника способна сформировать свое собственное отдельное веретено деления. Размер таких веретен может быть примерно равен основным веретенам или быть значительно меньше их. В итоге формируется большое многополюсное веретено (рис. 8). Результатом расхождения хромосом в анафазе II и цитокинеза после завершения телофазы II является образование тетрад микроспор и многочисленных полиад, состоящих из 5—13 и иногда более микроспор (табл. 4). Спорады из 4 микроспор тоже нельзя считать нормальными, так как составляющие их микроспоры не равны по размеру клеток и ядер. В функционировании основных хромосомных групп во время 2-го деления возможна асинхронность.

ТАБЛИЦА 2

Количественное распределение хромосом в анафазе I у смородино-крыжовникового сесквидиплоида 2034

Тип распределения хромосом	Количество мейоцитов	
	шт.	%
10—3—11	21	21.0
11—1—12	20	20.0
10—4—10	12	12.0
10—2—12	10	10.0
11—2—11	8	8.0
12—3—9	4	4.0
11—4—9	4	4.0
Другие (единичные)	21	21.0
Итого	100	100.0

ТАБЛИЦА 3

Количество мейоцитов, содержащих дополнительные дочерние ядра на стадии телофазы I, у сесквидиплоида 2034

Число ядер в мейоците	Количество мейоцитов	
	шт.	%
2 + 0 (норма)	55	23.0
2 + 1	118	50.0
2 + 2	54	23.0
2 + 3	10	4.0
2 + 4	1	0.4
Итого	238	100.0
Из них с нарушениями	183	77.7

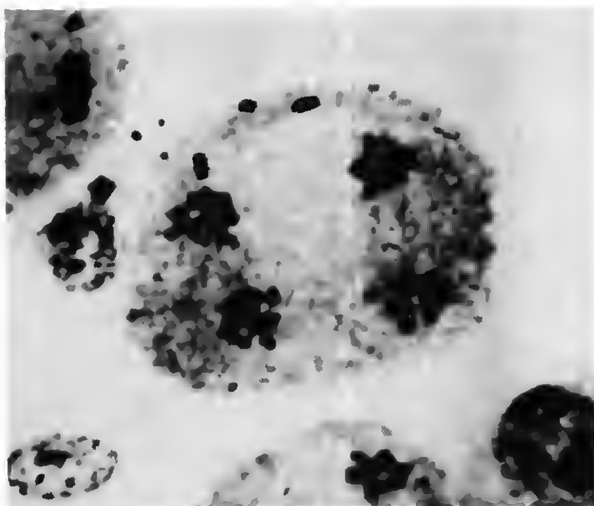


Рис. 7. Дополиительные группы делений в аиафазе II, × 1500.

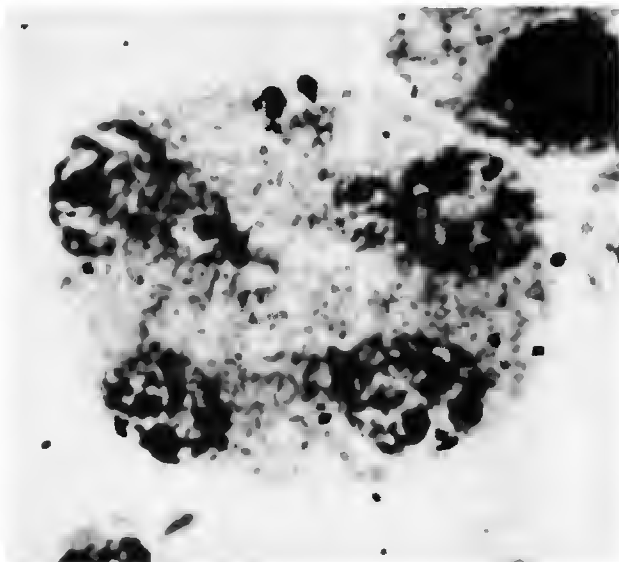


Рис. 8. Многополюсиое веретено делеиия в телофазе II, × 1500.

В то время как некоторые хромосомы в виде хроматид уже расходятся к полюсам, другие остаются в составе метафазных пластинок.

Определенный процент нарушений в ходе микроспорогенеза составляют мейоциты с цитомиксисом, т. е. с миграцией ядерного материала из одного мейоцита в другой через цитомиктические каналы. Подобное явление замечено, начиная со стадии диплонемы и заканчивая стадией спорад микроспор.

Итогом всех отмеченных нарушений в ходе микроспорогенеза является образование большого числа несбалансированных анеуплоидных микроспор. Подсчет числа хромосом во время метафазы гаплоидного митоза в пыльцевых зернах показал, что сбалансированных гаплоидных пыльцевых зерен (n = 8) образуется только 9 %, а диплоидных пыльцевых зерен (n = 16) — 1.6 % (табл. 5). Зрелая пыльца сесквиди-

ТАБЛИЦА 4

Количество нарушений в спорах микроспор у сссквидиплоида 2034

Число микроспор в спорадах	Количество спорад	
	шт.	%
2	4	1.0
3	2	0.5
4	7	1.7
5	19	4.7
6	34	8.3
7	37	9.2
8	80	19.9
9	66	16.3
10	66	16.3
11	41	10.2
12	25	6.2
13	23	5.7
Итого	404	100.0
Из них с нарушениями	397	98.3

ТАБЛИЦА 5

Количественное соотношенис хромосомных наборов у сесквидиплоида 2034

Число хромосом (n)	Число пыльцевых зерен	
	шт.	%
7	1	0.8
8	11	9.1
9	40	33.1
10	30	24.8
11	23	19.1
12	12	9.9
13	1	0.8
14	1	0.8
16	2	1.6
Итого	121	100.0

плоида в основной массе деформирована, располагается конгломератами (рис. 9). Окраска ацетокармином выявила, что процент фертильных, т. е. морфологически полноценных пыльцевых, зерен равен 48.7. Однако жизнеспособность пыльцы после проращивания на питательной среде составила всего 2.6%. Это, по-видимому, свидетельствует о том, что анеуплоидные пыльцевые зерна не способны образовывать пыльцевые трубки и участвовать в оплодотворении. Замечено, что прорастает в основном средняя по размерам пыльца. Таким образом, причиной стерильности пыльцы у смородино-крыжовникового сесквидиплоида 2034 являются аномалии мейоза в результате очень низкой возможности конъюгации негомологичных хромосом смородины и крыжовника, приводящие к беспорядочному поведению унивалентов крыжовника на всех стадиях микроспорогенеза, относительно количественно равному расхождению хромосом в анафазах I и II, образованию многочисленных полиад и анеуплоидных микроспор, дегенерирующих на разных стадиях развития пыльцы.

К сожалению, исследовать макроспорогенез у сесквидиплоидов 2034 пока не удалось. Если предположить, что редукционное деление в макроспороците протекает аналогично таковому в микроспороцитах, то, видимо, стерильность и недоразвитость большей части семяпочек, также в основном обусловлены анеуплоидностью женских гамет. Обнаружена значительная асинхронность в развитии семяпочек на стадии цветка перед его раскрытием в пределах одной завязи.

Цель программы, выполняемой в НИИСС, — передача от сесквидиплоидов в сорта и гибриды черной смородины устойчивости к болезням, вредителям и экстремальным факторам среды.

Сесквидиплоиды наследуют от амфидиплоидов устойчивость к болезням и вредителям, отличаются стерильной пыльцой, но имеют женскую фертильность и успешно скрещиваются с диплоидными растениями черной смородины при использовании в качестве материнских форм. В Англии смородино-крыжовниковый сесквидиплоид использовался для передачи черной смородине устойчивости к почковому клещу (Knight et al., 1974). В России добавление одного гаплоидного набора смородины высочайшей к диплоидному набору черной смородины обеспечило появление у аллотриплоида целого ряда хозяйственно-ценных признаков (включая, кроме высокой иммунности к болезням и вредителям, высокую зимостойкость и засухоустойчи-

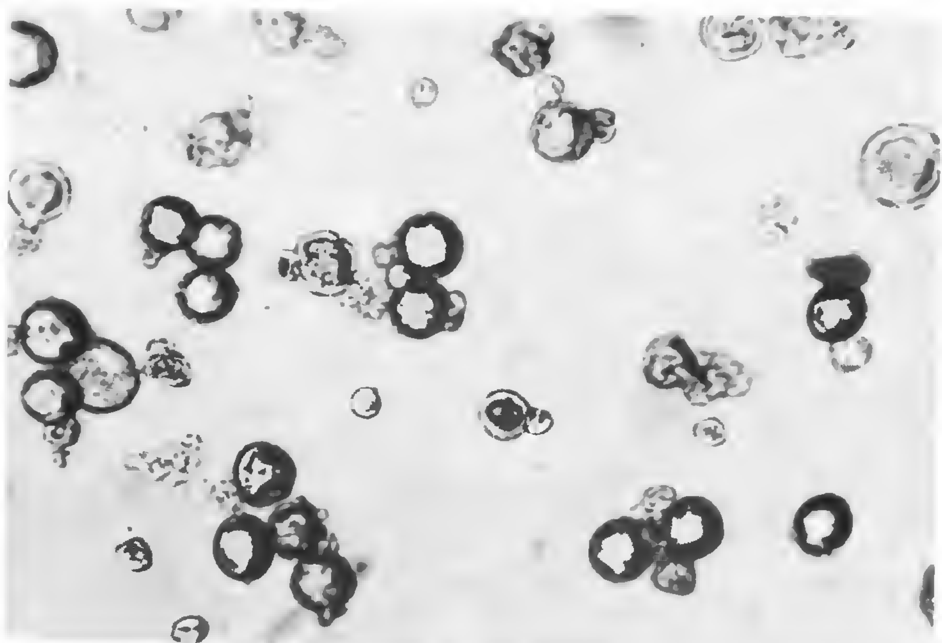


Рис. 9. Полиморфизм пыльцевых зерен с образованием конгломератов, × 356.

вость, равномерную величину ягод и их одновременное созревание, длинный черешок цветочной кисти). В семенном потомстве указанного сесквидиплоида около 12 % от общего числа диплоидных сеянцев имели те или иные хозяйственно-ценные признаки от обоих видов смородины (Кузьмин, Чувашина, 1960).

Цитологическое исследование течения микроспорогенеза у аллотриплоида *R. altissimum* Turcz. × *R. nigrum* (2n = 24), полученного А. Я. Кузьминым и содержащего 2 генома черной смородины и 1 геном смородины высочайшей, проводили Н. П. Чувашина и Г. П. Шелаботин (1974), Н. П. Чувашина (1980). Они показали наличие в части МКП тривалентов (частичного аллосинтеза) хромосом геномов *R. altissimum* и *R. nigrum*, которые имели У-образную форму. В целом на один мейоцит образовывалось 0.3 (III). Мейоз в пыльниках характеризовался наличием большого числа нарушений деления на всех стадиях. Обычно имели место несогласованное функционирование разных геномов и элиминация унивалентов смородины высочайшей, формирование 8-хромосомных гамет, содержащих хромосомы лишь черной смородины. Из числа образующихся спорад 96.3 % составляли полиады. Фертильность пыльцы была очень низкой — 0.5 %. Однако это не сопровождалось женской стерильностью. При свободном опылении сесквидиплоида завязываемость ягод варьировала, достигая в отдельные годы до 53.5 %. Установлено, что некоторые из гамет обогащены некоторыми генами смородины высочайшей, о чем свидетельствует наличие признаков — новообразований у части сеянцев аллотриплоида и что открывает путь к переносу отдельных ценных генов от диких сородичей к культурным формам (Чувашина, 1980; Шелаботин, 1997).

В наших исследованиях образование в диакинезе-метафазе I хромосомных ассоциаций типа тривалентов свидетельствует о наличии обмена некоторыми локусами между геномами черной смородины и крыжовника и о возможности передачи части генов крыжовника в геном черной смородины. Перекомбинация генетического материала также осуществляется за счет целых хромосом крыжовника, входящих в ядра анеуплоидных гипергаплоидных микроспор. Однако участие последних в оплодотворении очень маловероятно за счет их низкой жизнеспособности и неконкурентности при прорастании пыльцы в столбике.

В отличие от микроспорогенеза в макроспороците ожидается более жесткая элиминация унивалентов крыжовника, не вошедших в состав тривалентов. Поэтому только развитые семяпочки и яйцеклетки с n = 8—9, редко n = 16, способны давать жизнеспособное семенное поколение, что подтверждается частотным распределением хромосомных наборов у сеянцев при опылении пыльцой диплоидных сортов черной смородины.

Таким образом, проведенные цитологические исследования можно положить в основу теоретического предположения о возможности получения в семенном потомстве сесквидиплоидного смородино-крыжовникового гибрида растений с качествами устойчивости к вирусным заболеваниям и почковому клещу, что присуще роду крыжовника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кузьмин А. Я., Чувашина Н. П. Отдаленная гибридизация в семействе крыжовниковых // Отдаленная гибридизация растений и животных. М., 1960.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 271 с.

Петров Д. Ф., Санкин Л. С., Юрчиков Ю. Н. Экспериментально полученные тетраплоиды крыжовника и черной смородины и амфидиплоидный гибрид крыжовника с черной смородиной // Ботаника — зоология. Новосибирск, 1968. Вып. 5. С. 91—101.

Санкин Л. С. Создание исходного селекционного материала черной смородины с помощью экспериментальной полиплоидии // Селекция и сортоизучение черной смородины. Мичуринск, 1988. С. 24—28.

Санкин Л. С. Селекция смородино-крыжовниковых гибридов на Алтае // Состояние и перспективы развития ягодоводства в СССР. Мичуринск, 1990. С. 60—63.

Санкин Л. С. Биологические особенности тетраплоидных смородино-крыжовниковых гибридов и направления их селекционного улучшения на Алтае // Состояние и проблемы садоводства России. Сб. науч. тр. Новосибирск, 1997. Ч. 1. С. 227—235.

Санкин Л. С., Санкина А. С. Селекция отдаленных тетраплоидных и сесквидиплоидных гибридов смородины // Научные основы садоводства Сибири. Сб. науч. тр. Новосибирск, 1996. С. 46—51.

Топильская Л. А., Лучникова С. В., Чувашина Н. П. Методика приготовления ацетгематоксилиновых препаратов // Цитологические исследования плодовых и ягодных культур. Метод. указания. Мичуринск, 1976. С. 58—60.

Фадеева Т. О. Принципы и методы геномного анализа и изучение несовместимости видов // Селекция и технология выращивания плодовых культур. М., 1978. С. 37—47.

Чувашина Н. П. Цитогенетика и селекция отдаленных гибридов и полиплоидов смородины. Л., 1980. 120 с.

Чувашина Н. П., Турдыкулов Б. Х. 32-хромосомный плодовитый амфидиплоид крыжовника и смородины // Бюл. науч. инф. ЦГЛ. Мичуринск, 1975. Вып. 22. С. 50—57.

Чувашина Н. П., Шелаботин Г. П. Сесквидиплоидные формы смородины // Тр. ЦГЛ им. И. В. Мичурина. 1974. Т. 15. С. 153—162.

Шелаботин Г. П. Основные направления использования экспериментальной полиплоидии у плодовых пород // Состояние и проблемы садоводства России. Сб. науч. тр. Новосибирск, 1997. Ч. 1. С. 45—50.

Щапов Н. С., Привалов Г. Ф. Восстановление фертильности у стерильного смородино-крыжовникового гибрида в результате предмейотической обработки генеративных почек колхицином // Генетика. 1974. Вып. 10. С. 27—32.

Bauer R. Josta, eine neue Beerenobstart aus der Kreuzung Schwarze Yohannisbeere × Stachelbeere // Erwerbsobsbau. 1970. Vol. 20. N 6. S. 116—119.

Knight R. L., Keep E. Soft fruit breeding // Annual Rep. East-Molling Res. Station. Maidstone, Kent, 1964. P. 158—160.

Knight R. L., Keep E., Briggs J. B., Parker I. H. Transference of resistance to black currant gall mite, Cecidophyopsis Ribes, from gooseberry to black currant // Ann. of Appl. Biol. 1974. N 76. P. 123—130.

Murawski H. Fruchtbare amphidiploide Bastarde aus der Kreuzung von Stachelbeere (*Ribes uva-crispa* L.) mit Schwarze Yohannisbeere (*Ribes nigrum* L.) // Arhiv für Zuchtungsforschung. 1977. Vol. 7. N 4. S. 299—304.

Nilsson F. Amphidiploid species in thc gcnus *Ribes* // Rep. 14th Int. Hort. Congr. 1955. Vol. 1. P. 697—711.

Nilsson F. Polyploidy in the genus *Ribes* // Genet. Agraria. 1960. Vol. 11. P. 225—242.

Sankin L. S., Sankina A. S. Hybridization and cytology in the genus *Ribes* L. // Cytogenetic studies of forest trees and shrub species. Zagrcb, 1997. P. 185—190.

Vorsa N. Quantitative analysis of chromosome pairing in highbush blucberry triploides evidence of preferencial pairing // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 6. Suppl. 155 p.

SUMMARY

The microsporogenesis in a sesquidiploid (2n = 24) currant-gooseberry hybrid 2034 is studied. The hybrid resulted from crossing of a currant-gooseberry amphidiploid with a *Ribes nigrum* variety. Disturbances were observed through all the stages of both the first and the second meiotic divisions due to a low conjugation of non-homologous chromosomes and to a haotic behavior of the gooseberry chromosomes. As a result, about 90 % of aneuploid pollen with a low viability is formed.

УДК 581.9(471.45) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 11

© Д. Е. Матвеев

ЗАМЕТКИ ОБ АДВЕНТИВНЫХ РАСТЕНИЯХ ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

D. E. MATVEEV. NOTES ABOUT ALIEN PLANTS OF VOLGOGRAD REGION

Волгоградский государственный педагогический университет
Поступила 16.01.2001

Приводятся сведения о нахождении и распространении адвентивных растений в Волгоградской обл.
Ключевые слова: адвентивные растения, флора, Волгоградская обл.

За последние годы значительно пополнились сведения о натурализации и распространении адвентивных растений в пределах региона. Ряд видов прочно вошел в состав местной флоры. Наблюдается натурализация новых видов.

Amaranthus powellii S. Wats. Волгоградская обл., Михайловский р-н, ж.-д. ст. Себряково, 6 IX 1999, Д. Матвеев. Североамериканский вид, распространенный во многих странах мира (Мосякин, 1995). Приводится для Украины (Мосякін, 1989, 1995а, б), Удмуртии (Баранова и др., 1992), Кавказа и Белоруссии (Третьяков, 1998). В последние годы активно расселяется, встречаясь в различных районах г. Волгограда и области, *A. cruentus* L., а также изредка *A. caudatus* L. (Мавродиев и др., 1999).

Astrodaucus littoralis (Bieb.) Drude. Волгоградская обл., Светлоярский р-н, близ пос. Чапурники, на ж.-д. полотне, 28 VIII 1995, Д. Матвеев. Колония в течение ряда лет удерживается в месте заноса. Причерноморский вид. Регистрируется как заносное растение гораздо севернее: Чувашская АССР (Папченков, Дмитриев, 1989); Московская обл. (Бочкин и др., 1999).

Crataegus pentagyna Waldst et Kit. г. Волгоград, Красноармейский р-н, по берегу Волго-Донского судоходного канала, не плодоносит, 16 VIII 1996, Д. Матвеев. Вид культивируется в местных дендропарках. В качестве заносного растения для окр. г. Волгограда также указывается другой вид боярышника *C. pinnatifida* Bunge (Мавродиев, Сухоруков, 2000).

Datura meteloides DC. г. Волгоград, Ворошиловский р-н, близ грузового порта, сорное, 4 X 1999, Д. Матвеев; г. Волгоград, Краснооктябрьский р-н, ост. Возрождение, сорное, вдоль забора домов частного сектора, 26 X 2000, Г. Клинкова. Культивируется в качестве декоративного растения. Неоднократно собирался в других частях города и его окрестностях.

Euphorbia iberica Boiss. г. Волгоград, ж.-д. полотно близ станции Железнодорожная, 15 V 1995, Д. Матвеев. Еще один в регионе заносный вид молочая. Ранее для г. Волгограда отмечались *E. dentata* Michx. (Сагалаев, 1995; Сагалаев, Мавродиев, 1997), известный также из других пунктов области (Волгоградская обл., Михайловский р-н, станция Раковка, ж.-д. полотно, 23 VII 1997, Д. Матвеев; там же, 2 IX 1999, Д. Матвеев; Волгоградская обл., ж.-д. ст. Зензеватка, меж путей, 9 IX 1999, Д. Матвеев); *E. maculata* L. (Сагалаев, 1995), появившийся сначала в районе центральной набережной и ставший в последнее время весьма сегетальным и рудеральным сорняком центральных районов г. Волгограда; *E. nutans* Lag. (Мавродиев и др., 1999). Спорадически наблюдается «дичанис» культивируемых *E. marginata* Pursh. и *E. cyparissias* L.

Helianthus strumosus L. Волгоградская обл., Камышинский р-н, близ с. Дворянское, по краю заброшенного поля бахчевых, 10 IX 1997, Д. Матвеев. Вполне обычным в различных городах и области стал другой вид подсолнечника *H. subcanescens* (A. Gray) E. E. Wats.

Ligustrum vulgare L. г. Волгоград, Советский р-н, верховья «Университетской» балки, под пологом байрачного леса, кусты в стадии плодоношения, 1 X 2000, Д. Матвеев. Широко используется в городском озеленении. Самосев в условиях культуры наблюдался раньше, но факт внедрения в естественное сообщество несомненно интересен. Как и перечисленные ниже древесно-кустарниковые виды, может стать компонентом местной флоры.

Phalacroloma annuum (L.) Dumort. г. Волгоград, Центральный р-н, около Технической академии, 21 VII 1997, Д. Матвеев. Сорное на газонах. Культивируемое американское растение (Цвелев, 1994), в последние годы активно распространяющееся по газонам города.

Phalacroloma septentrionale (Fern. et Wieg.) Tzvel. г. Волгоград, окр. Мамаева Кургана, 18 VIII 1997, Д. Матвеев. Аналогично предыдущему виду. Было неоднократно встречено также в Центральном и Краснооктябрьском районах города в аналогичных местах обитания.

Senecio viscosus L. Вид, известный в качестве адвентивного из многих областей Восточной Европы (Бортняк, 1976; Гусев, 1976, 1977; Туганаев, Пузырев, 1988; Панченков, Дмитриев, 1989; Кондратюк и др., 1989), впервые собранный в районе вокзала Волгоград-I В. А. Сагалаевым (устное сообщение), встречается как в пределах г. Волгограда (станции Волгоград-I, Волгоград-II, Судоверфь), так и в других пунктах области: Новоаннинский р-н, ж.-д. ст. Филоново, ж.-д. пути, 22 VII 1997, Д. Матвеев; Волгоградская обл., Михайловский р-н, ж.-д. ст. Себряково, ж.-д. полотно, 22 VII 1997, Д. Матвеев; там же, 10 VIII 1999; Новониколаевский р-н, ж.-д. ст. Алексиково, 24 VII 1997, Д. Матвеев; Ольховский р-н, ж.-д. ст. Зензеватка, на ж.-д. полотне, 9 IX 1999, Д. Матвеев.

Vitis vulpina L. г. Волгоград, Красноармейский р-н, по берегу Волго-Донского судоходного канала, вьющееся в кронах шелковицы и боярышника, 9 VIII 1997, Д. Матвеев. В городе и области отмечается также самосев других видов винограда: *Vitis labrusca* L. и *Vitis vinifera* L.

Интересен факт семенного возобновления на различных стадиях развития древесно-кустарниковых растений. Так, в последние годы спорадически встречаются в

местах культурных насаждений и на некотором отдалении от них ювенильные особи: *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle., *Armeniaca vulgaris* Lam., *Caragana arborescens* Lam., *Catalpa bignonioides* Walt., *Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall., *Cotinus coggygria* Scop., *Gleditsia triacanthos* L., *Padellus mahaleb* (L.) Vass., *Padus virginiana* (L.) Mill., *Persica vulgaris* Mill.

Ряд видов древесных растений вполне натурализовались: *Amorpha fruticosa* L., *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss., *Juglans regia* L., *Pseudosophora alopecuroides* (L.) Sweet, *Robinia pseudoacacia* L., *R. viscosa* Vent., *Ulmus pumila* L.

Кроме того, распространенными сегетальными и рудеральными сорняками в последние годы стали: *Acalypha australis* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* DC., *A. trifida* L., *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dun., *Hordeum jubatum* L., *H. leporinum* Link., *Lepidium densiflorum* Schrad.

Целый ряд культивируемых видов демонстрируют тенденцию «ухода» из культуры, встречаясь на сорных и полусорных местах обитания: *Aquilegia vulgaris* L., *Callistephus chinensis* (L.) Nees., *Consolida orientalis* (J. Gay) Schröding., *Cosmos bipinnatus* Cav., *Ipomoea hederacea* (L.) Jacq., *I. purpurea* (L.) Roth., *Nicandra physaloides* (L.) Gaertn., *Portulaca grandiflora* A. Gray., *Petunia hybrida* Vilm., *Tagetes patula* L., *Physalis alkekengi* L., *P. ixocarpa* Brot. ex Hornem., *Ricinus communis* L., *Sorghum bicolor* (L.) Moench, *S. saccharatum* (L.) Moench.

Образцы хранятся в гербариях ГБС РАН (МНА), Ботанического ин-та РАН (LE) и кафедры ботаники Волгоградского педагогического ун-та (VOLG).

Благодарности

Автор выражает признательность Ю. Е. Беляевой, В. Д. Бочкину и Д. В. Гельтману за помощь в определении гербарных образцов, а также Е. В. Мавродиеву за рекомендации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 140 с.

Бортняк М. М. Нотатки про адвентивну флору Київськой области // Укр. бот. журн. 1976. Т. 33. № 6. С. 619—622.

Бочкин В. Д., Сухоруков А. П., Шовкун М. М., Алексеев Ю. Е. Дополнения к адвентивной флоре Московской обл. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 2. С. 52—55.

Кондратюк Е. Н., Тарабрин В. П., Бурда Р. И. Адвентивный и синантропный элементы в формировании современной флоры индустриального региона на юге европейской части СССР // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. (Матер. совещания, 1—3 февраля 1989 г.). М., 1989. С. 66—68.

Гусев Ю. Д. Адвентивные растения, новые для Витебской и Могилевской областей // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 3. С. 406—408.

Гусев Ю. Д. Проникновение новых адвентивных видов растений в Марийскую АССР // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 3. С. 429—431.

Мавродиев Е. В., Сагалаев В. А., Матвеев Д. Е. К флоре Волгограда и его окрестностей // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 139—143.

Мавродиев Е. В., Сухоруков А. П. Заметки о новых, редких и критических таксонах флоры юго-востока европейской части России // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 138—143.

Мосякін С. Л. Флористичні знахідки в м. Києві та на його околицях // Укр. бот. журн. 1989. Т. 46. № 4. С. 21—23.

Мосякин С. Л. Род Щирица, Амарант — *Amaranthus* L. // Флора Восточной Европы. 1995. Т. 9. С. 11—17.

Мосякін С. Л. Огляд роду *Amaranthus* L. (*Amaranthaceae*) в Україні // Укр. бот. журн. 1995а. Т. 52. № 2. С. 225—236.

Мосякін С. Л. Додаткові відомості про поширення деяких видів роду *Amaranthus* L. (*Amaranthaceae*) в Україні // Укр. бот. журн. 1995б. Т. 52. № 3. С. 384—387.

Панченков В. Г., Дмитриев А. В. Новые и редкие виды заносных растений автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 547—553.

Сагалаев В. А. Антропогенный флороценогенез в пределах урбанизированной территории на примере Волгограда // Проблемы озеленения: градостроительные, экологические, санитарно-гигиенические аспекты. Волгоград, 1995. С. 56—58.

Сагалаев В. А., Мавродиев Е. В. Флористические находки в Сарепте // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 4. С. 44—45.

Третьяков Д. И. Новые заносные виды растений для флоры Белоруссии // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 9. С. 119—132.

Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гамерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск, 1988. 123 с.

Цвелев Н. Н. Род Тонколучник — *Phalacroloma* Cass. // Флора европейской части СССР. 1994. Т. 7. С. 203—204.

SUMMARY

The data on findings and distribution of alien plants in Volgograd region are given.

УДК 581.9 (571.16) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 11

© **И. Е. Мерзлякова**

СООТНОШЕНИЕ СИНАНТРОПНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ВО ФЛОРЕ ГОРОДА ТОМСКА

I. E. MERZLYAKOVA. RELATIONSHIP OF THE SYNANTHROPIC ELEMENTS IN THE FLORA OF TOMSK CITY

Томский государственный университет

Поступила 12.01.2000

Приведены результаты исследования флоры сосудистых растений г. Томска. Дан анализ адвентивного элемента флоры. Проведено сравнение полученных данных по соотношению различных категорий синантропных элементов во флоре Томска с результатами исследований других урбанофлор.

Ключевые слова: городская флора, адвентивные растения, натурализация, синантропный элемент.

Городская флора, несомненно, является в значительной степени трансформированной природной флорой. Тем не менее большое число местных, аборигенных видов свидетельствует о достаточно хорошо сохранившемся природном ее ядре. Отметим, что виды, нормально обитающие в естественном растительном покрове (а среди них есть охотно переходящие на антропогенные местообитания и иногда даже лучше на них растущие), называются апофитами в отличие от антропофитов, появившихся в данной местности вместе с человеком. Кто они, эти сохранившиеся апофиты? В основном это виды лугов, степей и других открытых местообитаний.

Среди апофитов есть виды, которые неплохо переносят городские условия, включая индустриальное загрязнение. Это так называемые «гемерофилы», которые обычно поселяются в центре города. Но подавляющее большинство апофитов правильнее относить к «гемерофобам», т. е. к видам растений, отрицательно реагирующих на увеличение антропогенной нагрузки. Это обитатели естественных растительных сообществ, которые в условиях городской среды находятся, как правило, в очень угнетенном состоянии.

Изначальное положение Томска, точнее Томской крепости, было таково, что дальнейшее развитие (расширение) города вынуждено было идти путем освоения сильно пересеченных ландшафтов Томского кряжа или выположенной, но переувлажненной и во многих местах заболоченной поймы р. Томи. Это, очевидно, объясняет тот факт, что подавляющую часть апофитов, в том числе и гемерофобов, можно

сейчас встретить в пределах застроенной части города, причем преимущественно старой застройки XIX—начала XX в.

Томск относится к числу старейших городов Сибири. Основанный как крепость в 1604 г., Томск становится в XVIII в. опорным пунктом дипломатии и торговли на пути в Среднюю Азию и Китай, а с 1804 г. — центром громадной сибирской губернии. Удобное расположение на перекрестке водного и сухопутного путей способствовало развитию торговли, а открытие в 1888 г. первого в Сибири университета сделало Томск центром науки, образования и культуры.

Современный Томск с населением более 500 тыс. человек занимает территорию около 160 км^2. Для него характерно чередование промышленных, жилых районов и зеленых насаждений. Наибольшая плотность застройки — в центре города (25—30 %), наименьшая — в северо-западной и северной частях города (10—12 %). В связи с ростом промышленного потенциала города и его населения все большее значение для сохранения благоприятных микроклиматических условий в городе приобретают зеленые насаждения. В настоящее время они занимают 26 % территории города и его пригородов.

В административные границы г. Томска входят большие по площади лесные массивы, включающие как лесопарковую и водоохранную зоны, так и вторичные мелколиственные, смешанные и сосновые леса. Кроме этого, в пределах города, особенно на левобережье р. Томи, находятся обширные сельскохозяйственные угодья, занятые пашнями, сенокосами, садовыми участками и т. д.

Особый интерес представляет изучение адвентивного элемента флоры. Наиболее полные сведения о заносных растениях Западной Сибири, в том числе и по Томской обл., содержатся в сводке П. Н. Крылова и его учеников «Флора Западной Сибири» (1927—1964). В 1985—1990 гг. А. И. Пяком была проведена инвентаризация сосудистых растений юго-восточных районов Томской обл., в том числе и адвентивных видов. (Адвентами автор называет виды, появившиеся на этой территории в результате хозяйственной деятельности человека. Археофиты, выделение которых при отсутствии достоверных исторических сведений в любом случае гипотетично, автором не рассматриваются, т. е. им учтены лишь те виды, заносный характер которых не вызывает сомнений) (Пяк, 1991, 1992, 1994).

Мы также считаем неправомерным разделение адвентивных растений, встреченных нами на территории города, по времени заноса, так как все они, по существу, являются неофитами.

Таким образом, при анализе адвентивного элемента изученной флоры, мы можем руководствоваться не 3, а 2 важнейшими принципами, предложенными F.-G. Schroeder (1969): способ иммиграции и степень натурализации. Классификационная система, использованная при анализе флоры сосудистых растений Томска, и ее результаты отражены в табл. 1.

В результате проведенного анализа были установлены следующие соотношения. Адвентивный элемент флоры включает 136 видов (20.0 %). По способу иммиграции преобладают ксенофиты — виды, случайно занесенные на данную территорию (96 видов, или 70.6 % от числа адвентивных видов), к эргазиофитам отнесены 32 вида (или 23.5 %) адвентивных растений, которые культивируются или культивировались в прошлом, но периодически дичают. Появление 8 видов — *Cannabis sativa* L., *Centaurea cyanus* L., *Lupinus polyphyllus* Lindley, *Nepeta cataria* L., *Anthemis tinctoria* L., *Matricaria recutita* L., *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt., *Galinsoga parviflora* Cav. — возможно путем как непреднамеренного заноса, так и дичания.

Изучение адвентивных растений юго-востока Томской обл. позволило А. И. Пяку (1994) сделать предположение о возможных путях проникновения их на территорию области. Он выделяет условно западную, восточную и южную группы (т. е. экспансия адвентов соответственно происходила с запада, востока и юга). Распределение ксенофитов разной степени устойчивости по их проникновению показало, что бóльшая часть проникла с запада (58.7 %), 37.5 % — с юга и только 5 видов — с востока. По нашим данным, наиболее многочисленной также является западная

ТАБЛИЦА 1

Соотношение различных категорий синантропных элементов во флоре г. Томска

Группа	Число видов в группе	Процент от общего числа видов
Апофиты	543	80.0
В том числе:		
Гемерофилы	206	30.3
Гемерофобы	337	49.6
Адвенты	136	20.0
По способу иммиграции:		
Ксенофиты	96	14.1
Эргазиофиты	32	4.7
Ксено-эргазиофиты	8	1.2
По степени натурализации:		
Эпекофиты	22	3.2
Колонофиты	57	8.4
Эфемерофиты	57	8.4

Примечание. Апофиты — виды местной (аборигенной) флоры; адвенты — заносные растения, появившиеся в результате хозяйственной деятельности человека; гемерофилы — виды, положительно реагирующие на увеличение антропогенной нагрузки; гемерофобы — виды, отрицательно реагирующие на увеличение антропогенной нагрузки; ксенофиты — виды, случайно занесенные на данную территорию; эргазиофиты — дичающие виды культурных растений; ксеноэргазиофиты — виды, которые могут быть как случайно занесенными, так и дичающими; эпекофиты — виды, натурализовавшиеся и активно расселяющиеся по антропогенным местообитаниям; колонофиты — натурализовавшиеся виды, но их распространение ограничено преимущественно местами заноса; эфемерофиты — растения, встречающиеся в местах заноса, но самостоятельно не размножающиеся.

группа, включающая 58 видов (60.4 %); менее представлена южная группа — 34 вида (35.4 %) и только 4 вида (4.2 %) проникли с востока: *Hordeum jubatum* L., *Truellum sieboldii* (Meissn.) Sojak, *Commelina communis* L., *Lappula anisacantha* (Turcz. ex Bunge) Guerke (табл. 2).

По степени натурализации (табл. 1, 3) наиболее многочисленны колонофиты и эфемерофиты, которые включают по 57 видов (41.9 %). Распространение этих видов ограничено преимущественно местами заноса, в качестве которых чаще всего выступают обочины шоссейных дорог, ж.-д. насыпи с их особыми экологическими условиями, позволяющими селиться здесь выходцам из степей и полупустынь (*Atriplex littoralis* L., *A. patula* L., *Amaranthus blitoides* S. Wats., *A. albus* L., *Salsola collina* Pall., *Senecio dubius* Ledeb. и др.).

При изучении флоры сосудистых растений Томска нами были обнаружены 8 новых заносных видов, которые по степени натурализации и по способу иммиграции распределялись следующим образом: *Chorispora tenella* (Pallas) DC. (эфем., ксен.), *Erucastrum armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet (колон., ксен.), *Lepidium densiflorum* Schrader (колон., ксен.), *Sisymbrium wolgense* Bieb. ex Fourn. (колон., ксен.), *Anthemis tinctoria* L. (эпек., ксеноэрг.), *Galinsoga parviflora* Cav. (эфем., ксеноэрг.), *Xanthium californicum* Greene (эфем., ксен.), *Echinocystis lobata* (Michaux) Torrey et Gray (колон., эрг.). Почти все эти виды, за исключением *Lepidium densiflorum*, проникли с запада.

Интересно сравнить полученные нами данные по соотношению различных категорий синантропных элементов во флоре Томска с результатами исследований других урбанофлор.

Н. Г. Ильминских (1982) при изучении флоры г. Казани в его современных границах зарегистрировал 914 видов высших сосудистых растений. Из них 202 вида

ТАБЛИЦА 2

Количественное распределение ксенофитов по степени натурализации и по их проникновению

Группы, выделенные по степени натурализации	Группы, выделенные по проникновению			Всего
	западная	восточная	южная	
Эпекофиты	12	—	6	18
Колонофиты	33	1	13	47
Эфемерофиты	13	3	15	31
Всего	58	4	34	96

ТАБЛИЦА 3

Распределение видов адвентивных растений г. Томска по степени натурализации и способу иммиграции

Группы, выделенные по степени натурализации	Группы, выделенные по способу иммиграции			Всего
	ксенофиты	эргазиофиты	ксеноэргазиофиты	
Эпекофиты	18	1	3	22
Колонофиты	47	8	2	57
Эфемерофиты	31	23	3	57
Всего	96	32	8	136

(22.1 % от всей флоры) являются апофитами. Большинство же местных видов избегает синантропных местообитаний (виды регрессирующие): 331 вид, или 62.1 %. Велико значение аллохтонного элемента, который включает 381 вид, или 41.7 % от всей флоры; из них лишь 60 видов (15.7 %) являются прогрессирующими, основная масса принадлежит к антропофитам — 321 вид, или 84.3 %. Среди антропофитов интродуценты составляют 86 видов, или 26.8 %, индуценты — 235 видов (73.2 %).

На территории жилой зоны подмосковного г. Пущино А. В. Чичёвым (1981) было отмечено 302 вида дикорастущих растений, 224 из которых — синантропные виды. Апофиты представлены 76 % видов данной группы, антропофиты — 79 %, адвентивные растения — только 24 %. Малое участие адвентивных видов в синантропной флоре города автор объясняет удаленностью Пущино от шоссейной и ж.-д. магистралей на г. Тулу, по которым происходит занос и расселение новых видов в данном районе.

С 1982 по 1987 г. было проведено обследование флоры городов Куйбышева и Тольятти (Игошин и др., 1989). На основании гербарных сборов установлено произрастание 515 видов сосудистых растений, из них 27 видов (5.24 %) являются заносными на этой территории.

Сравнительный анализ соотношения разных категорий синантропных элементов в других городских флорах (Чичёв, 1981; Ильминских, 1982; Игошин и др., 1989) показал, что, несмотря на разное понимание объема этих элементов, все же можно проследить определенные закономерности.

Богатство городской флоры в значительной степени зависит от возраста города, численности его населения, расширения застройки, городского благоустройства, развития промышленности и транспорта. Так, например, флора Пущино (который относится к числу малых городов России) насчитывает только 302 вида, в то время как в крупных промышленных городах этот показатель увеличивается в 2—3 раза: 515 видов в Куйбышеве и Тольятти, 679 видов в Томске и 914 видов в Казани.

Многие исследователи отмечают в качестве главной особенности городской флоры повышенные параметры ее флористического богатства и оригинальность, объясняя это не большей степенью изученности, а тем, что многие, особенно старые, города располагаются на стыках ботанико-географических выделов суши различного, порой весьма значительного ранга. К примеру, Казань лежит близ зонального контакта леса и степи, ее урбанофлора наиболее богата (Ильминских, Шмидт, 1994). Томск, как мы знаем, входит в подтаежный район, являющийся переходным от темнохвойной тайги и сосновых лесов к березовым лесам и лесным лугам.

В отличие от видового состава естественной растительности флора городов очень динамична и непостоянна, большую роль в этом играет появление и натурализация новых заносных (адвентивных) растений. Адвентивная фракция флоры достигает 5.2 % от общего числа видов в Куйбышеве и Тольятти, 17.5 — в Пущино, 20.0 % — в Томске и 25.7 % — в Казани. Значительное число заносных видов на территории Томска мы объясняем наличием мощной сети шоссейных и автомобильных дорог, интенсивной интродукционной деятельностью, большим разнообразием антропогенных местообитаний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Игошин Г. П., Киселев О. Б., Мозговая О. А. и др. Флора сосудистых растений городов Куйбышевской области // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. М., 1989. С. 56—58.

Ильминских Н. Г. Анализ городской флоры (на примере флоры г. Казани): Атореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 23 с.

Ильминских Н. Г., Шмидт В. М. Специфика городской флоры и ее место в системе других флор // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб., 1994. С. 261—269.

Пяк А. И. Новые и редкие виды растений для Томской области // Сиб. биол. журн. 1991. № 2. С. 26—28.

Пяк А. И. Флора юго-востока Томской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1992. 16 с.

Пяк А. И. Адвентивные растения Томской области // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 45—51.

Флора Западной Сибири. Томск, 1927—1964. Т. 1—12. 3550 с.

Чичёв А. В. Синантропная флора города Пущино // Экология малого города. Пущино, 1981. С. 18—42.

Schroeder F.-G. Zur Klassifizierung der Anthropochoren // Vegetatio. 1969. Bd 16. Fasc. 5/6. S. 225—238.

SUMMARY

The results are presented of an investigation of the flora of vascular plants in the Tomsk city. An analysis of the adventive floristic element is given. The original data on relationship of various synanthropic elements in the flora of Tomsk are compared with results of investigations of other urban floras.

УДК 582.734.3(470.32 + 470.61) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 11

© А. А. Артамонов

CRATAEGUS AMBIGUA (*ROSACEAE*) В БАССЕЙНЕ ДОНА

A. A. ARTAMONOV. *CRATAEGUS AMBIGUA* (*ROSACEAE*) IN THE DON BASIN

Заповедник «Галичья гора»
с. Донское, Липецкая обл.
Поступила 12.05.2000

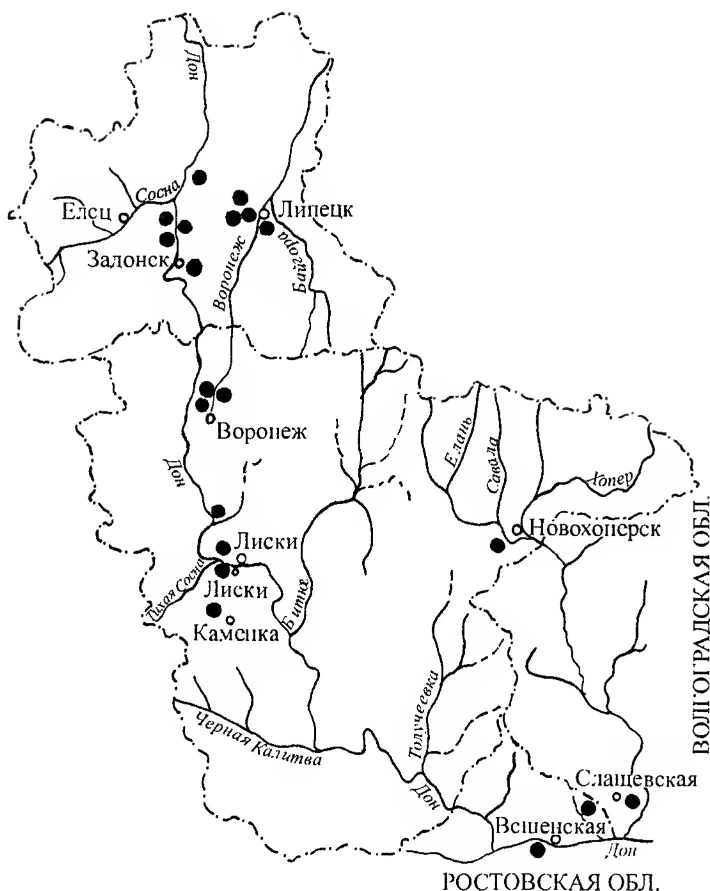
Указываются новые местонахождения *Crataegus ambigua* в бассейне верхнего и среднего Дона.
Ключевые слова: *Crataegus ambigua*, местонахождения, Липецкая, Воронежская и Ростовская области.

Ареал *Crataegus ambigua* С. А. Mey. ex A. Beck. ограничен бассейном Дона и Волги — это Куйбышевская, Липецкая, Воронежская, Саратовская, Ростовская и Волгоградская области (Пояркова, 1939, 1964; Голицын, 1963; Камышев, 1978; Связева, 1980; Степнин, 1984). Этот вид является редким в Центральном Черноземье. Указанные выше работы С. В. Голицына и Н. С. Камышева не содержат подробных сведений о местонахождениях этого растения. Более конкретна в этом отношении «Флора Липецкой области» (1996), где указаны 3 находки *C. ambigua.* Четвертая находка вида была сделана в урочище Галичья гора (Артамонов, 1998). Критический анализ гербарных материалов и личные сборы позволили нам уточнить распространение вида в бассейне верхнего и среднего Дона. Ниже приводим аннотированный список новых и старых (неопубликованных) находок *C. ambigua.* В данной работе даны ссылки на следующие гербарии: LE — Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова РАН, VOR — Воронежский государственный ун-т, VU — заповедник «Галичья гора», ВГЗ — Воронежский государственный заповедник, ЛГПИ — Липецкий государственный педагогический ин-т.

Липецкая обл.: Липецк, 18 VI 1971, Сенцова, Фонова (как «*Crataegus sanguinea* Pall.») (ЛГПИ); там же, лес в окр. Липецкого тракторного завода, 18 VI 1976, студенты (как «*Crataegus sanguinea* Pall.») (ЛГПИ); Липецкий р-н: окр. пос. Северный Рудник, бассейн р. Кузьминка, по дну слабо облесенного (береза, ива) отвершка, 29 VIII 1986, А. Артамонов (LE); окр. с. Сенцово, 16 VI 1987, автор? (как «*Crataegus sanguinea* Pall.») (ЛГПИ); Задонский р-н, окр. с. Репец, смешанный лес, на опушке, 7 IX 1986, А. Артамонов (LE).

Воронежская обл.: Евдаковский р-н, окр. с. Михново (в настоящее время Каменский р-н), по склонам в верхней части лога, 18 IX 1954, С. Голицын, А. Пояркова (VU); Давыдовский р-н, окр. с. (Старая) Хворостань (в настоящее время Лискинский р-н), пески надлуговой террасы левого берега р. Дон, 13 IX 1959, С. Голицын, А. Пояркова (VU); Новохоперский р-н, окр. с. Пыховка, урочище Ольховатка, 2 IX 1960, С. Голицын (VU); окр. г. Воронежа: Сельскохозяйственный институт, дубрава, 7 VI 1958, Мальцева (как «*Crataegus kyrtostyla* Fingerh.») (VOR); окр. с. Боровка (вероятно, с. Боровое Ново-Усманского р-на; настоящее время в составе г. Воронежа), лес, 2 VI 1960, Карцева (как «*Crataegus oxyacantha* L.») (VOR); пос. Рыбачье, дубрава, редко, 16 IX 1999, А. Артамонов (LE); Правобережное лесничество, сосновый участок смешанного леса, редко, 16 IX 1999, А. Артамонов (LE); район Ботанического сада Воронежского ун-та, лог, редколесный участок, 16 IX 1999, А. Артамонов (LE); Лискинский р-н: с. Подлесное (вероятно, хут. Подлесный Высокинского сельсовета), пойменная дубрава р. Дон, 26 VI 1967, Студенцова (как «*Crataegus curvisepala* Lindm.») (VOR); окр. Лиски, на меловом склоне западной экспозиции, 7 VII 1969, О. Корякина (как «*Crataegus curvisepala* Lindm.») (VOR).

Ростовская обл.: Вешенский р-н: окр. Переезжего (вероятно, хут. Перевозный, располагавшийся в 5 км западнее ст. Вешенская; существовал до начала 1980-х



Местонахождения *Crataegus ambigua* в бассейне верхнего и среднего Дона.

годов), опушка нагорной дубравы на меловом берегу Дона, 17 IX 1963, С. Голицын, А. Пояркова (VU); окр. Терновок (вероятно, хут. Терновской), 13 X 1965, С. Голицын, А. Пояркова (VU).

Ошибочные указания местонахождений *Crataegus ambigua.*

Воронежская обл.: Питомник Управления (Воронежского) заповедника, 3 VI 1947, С. Голицын (ВГЗ) (Машкин, 1952; Голицын, 1961) (*Crataegus curvisepala* Lindm.); Калачевский р-н: окр. г. Калача, урочище Закалач, водораздельная дубрава, 4 VI 1958, С. Голицын (VU) (*Crataegus curvisepala* Lindm.); правобережье Толучеевки, Литвинский лес, 25 VI 1963, Аристова, Григорьевская (VU) (*Crataegus curvisepala* Lindm.).

На основе гербарных материалов и литературных источников нами составлена точечная карта распространения вида в Липецкой, Воронежской, Ростовской и Волгоградской областях (см. рисунок). По-видимому, *Crataegus ambigua* распространен в бассейне Дона гораздо шире. Необходимо дальнейшее изучение его ареала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артамонов А. А. К флоре заповедника «Галичья гора» (Липецкая область) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 133—134.

Голицын С. В. Список растений Воронежского государственного заповедника // Тр. Воронеж. гос. заповедника. 1961. Вып. 10. С. 3—101.
Голицын С. В. Список высших растений (без мхов) (Центрального Черноземья). Рукопись. 1963 г. 151 с. (Архив заповедника «Галичья гора»).
Камышев Н. С. Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж, 1978. 116 е.
Машкин С. И. Дикорастущие и разводимые деревья и кустарники Воронежской области // Дикораетущие и разводимые деревья и кустарники Воронежской обл. Воронеж, 1952. С. 18—176.
Пояркова А. И. Боярышник — *Crataegus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 9. С. 416—468.
Пояркова А. И. *Crataegus* L. — Боярышник // Маевский П. Ф. Флора средней полоеы европейской части СССР. Л., 1964. С. 105—107.
Связева О. А. Сем. *Rosaceae* Juss. — Розоцветные // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1980. Т. 2. С. 37—116.
Степнин Г. И. Сем. *Rosaceae* Juss. — Розоцветные // Флора нижнего Дона. Ростов-на-Дону, 1984. Ч. 1. С. 168—189.
Флора Липецкой облаети / Александрова К. И., Казакова М. В., Новиков В. С. и др. М., 1996. 376 с.

SUMMARY

New localities of *Crataegus ambigua* are indicated in the basin of the Upper and the Middle Don (Lipetsk, Voronezh and Rostov regions).

УДК 561.628.2 : 551.782.13(571.63) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 11

© **Б. И. Павлюткин**

РОД *POPULUS* (*SALICACEAE*) В ПОЗДНЕМ МИОЦЕНЕ ПРИМОРЬЯ, ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ

B. I. PAVLYUTKIN. THE GENUS *POPULUS* (*SALICACEAE*) FROM THE LATE MIOCENE OF PRIMORYE, RUSSIAN FAR EAST

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Поступила 18.04.2000

Рассмотрены некоторые вопросы экологии и систематики ископаемых представителей рода *Populus* L. из позднемиоценовой усть-суйфунской свиты Приморья. Дана краткая характеристика ранее выделенных видов. Приведено описание (по отпечаткам листьев) нового ископаемого вида тополя *P. ustsuifunensis* Pavlyutkin.
Ключевые слова: *Populus*, усть-суйфунская флора, поздний миоцен, Приморье.

Представители рода *Populus* L. относятся к числу обычных компонентов ископаемых флор так называемого тургайского типа; особенно разнообразны они в составе неогеновых тафофлор. Однако в большинстве захоронений, приуроченных к олигоцен-миоценовым толщам, тополя не входят в число доминирующих таксонов, а в некоторых из них они необычайно редки или не встречаются вообще. Это полностью относится и к территории Приморья. Так, например, из 9 изученных Т. Н. Байковской (1974) местонахождений позднемиоценовой усть-суйфунской флоры только в 2 количество отпечатков листьев позволяет считать род *Populus* субдоминантом среди родовых таксонов. В составе нижнего комплекса миоценовой флоры Синего Утеса отпечатки листьев тополей единичны, необычайно редки они и в таких хорошо изученных флорах, как краскинская и реттиховская. Что касается миоценовой новокачалинской флоры (западное побережье оз. Ханка, слои с *Fagus chankaica*),

то, несмотря на длительный период ее изучения, в ней не удалось обнаружить ни одного отпечатка листьев тополя. Все это порождает неизбежные вопросы о степени участия представителей рода *Populus* в лесных покровах прошлых геологических эпох.

Как известно, наиболее важными экологическими факторами, лимитирующими возможности произрастания тополей, является наличие достаточного количества света и неглубоко залегающих проточных грунтовых вод (Жизнь..., 1981). Почти все тополя (за исключением осин) приурочены к низким аллювиальным террасам с богатыми гумусом почвами, хотя в культуре они произрастают в более широком диапазоне условий. Тополя относятся к быстрорастущим породам и за счет этого в ситуации, когда они выступают как пионерные древесные растения (например, на осушающихся отмелях), могут выигрывать у своих конкурентов, входящих в долинные группировки. Однако этот выигрыш временный, ибо возможности возобновления крайне затруднены даже под родительским пологом. Лишенный достаточного освещения, подрост быстро засыхает и отмирает, а поскольку тополя относятся к недолговечным породам, их длительное сосуществование с такими относительными долгожителями, как, например, ореховые, маловероятно.

Характерно, что большинство упомянутых выше олигоцен-миоценовых флор Приморья обнаружено в толщах, сформировавшихся в озерных обстановках. Судя по обилию остатков таксодиевых, включая метасеквойю и глиптостробус, древние озера были обрамлены участками низкой аккумулятивной равнины, переувлаженной и даже заболоченной, а прилегающие склоны были заняты преимущественно тенистыми буковыми лесами. Такой набор условий исключал наличие экологических ниш для тополей. Более обычен и разнообразен род *Populus* в тафоценозах, связанных с аллювиальными фациями. В этом смысле показательна усть-суйфунская флора, многочисленные местонахождения которой открыты в разное время в бассейне р. Раздольная (Суйфун). Остатки растений приурочены к тонкообломочным, часто туфогенным породам усть-суйфунской свиты, выполняющим старичные понижения и залегающим среди галечников русловых фаций.

При идентификации отпечатков листьев с родом *Populus* обычно не возникает сложностей. Архитектура листовых пластинок тополей достаточно специфична, хотя у них отмечается определенная конвергенция с листьями представителей таких родов, как *Cercidiphyllum*, *Celtis*, *Morus*, и даже с загадочными троходендроидесами (формы с относительно мелкозубчатым краем). Более значительные трудности, судя по абзацам синонимики, порождает сходство по форме листовой пластинки у некоторых узколистных групп тополей с другим представителем семейства ивовых — родом *Salix*. Основным отличительным признаком листьев тополя является развитая пара базальных жилок с ответвлениями от них к краю листа. У листьев ив нижние пары боковых жилок могут иногда заметно подниматься вверх вдоль края, но они не сопровождаются сколько-нибудь развитыми базископическими жилками, образующими серию петель у края листа.

Значительные осложнения в систематику ископаемых тополей вносит ярко выраженная изменчивость морфологии листовой пластинки, наблюдаемая у большинства современных видов и, вероятно, свойственная тополям прошлого. Особенно поражает листовой диморфизм, связанный с принадлежностью листьев к разным типам побегов. Такие листья, встреченные в ископаемом состоянии, вне естественной органической связи, описываются как самостоятельные виды, хотя вполне реально, что они могли принадлежать не только одному ранее существовавшему виду, но даже одному экземпляру растения. Как известно, понятие вида в палеоботанике, по ряду причин, — категория условная, введенная в научный обиход, скорее, по аналогии с ботаникой. В сущности речь идет о морфотипах различных орган-таксонов (в зависимости от специализации того или иного палеоботанического направления). Палеоботаники (в отличие от своих коллег, имеющих дело с рецентными формами) в силу естественных причин лишены возможности изучать весь диапазон изменчивости выделяемого ими орган-таксона как у отдельного экземпляра растения, так и

у растений, находящихся в различных условиях в пределах его ареала, и потому вынуждены ограничиваться при диагнозе формальными морфологическими критериями. Рамки же морфологической изменчивости обычно задаются самим автором, исходя из материала конкретного местонахождения или, реже, ограниченной группы местонахождений. Столь же субъективны и иерархические уровни самих критериев.

Весьма актуальным является вопрос сопоставления ископаемых видов с ныне существующими, что особенно важно для молодых, неогеновых флор. Здесь имеются определенные сложности, связанные с тем, что в основу разделения современных родов на секции чаще кладутся морфологические признаки репродуктивных органов, а особенности строения листовой пластинки играют вспомогательную роль. Применительно к объекту нашего внимания, роду *Populus*, в качестве ключевых систематических признаков используются цвет листьев снизу и сверху, наличие опушения, сечение черешка, присутствие железок, т. е. признаки, которые не всегда можно обнаружить на ископаемом материале. Все это вынуждает специалистов по листовым флорам разрабатывать свою систему ключевых признаков, базирующуюся исключительно на особенностях архитектуры листовых пластинок как основного объекта изучения. В России подобная работа выполнена И. А. Ильинской (2000).



Рис. 1. Местонахождения усть-суйфунской флоры в бассейне р. Раздольная.

Описание первого ископаемого вида тополя из усть-суйфунской свиты, известного под названием *P. baikovskiae* Baranova, выполнено М. А. Барановой (1967). Кроме того, исследованиями Байковской (1974) в составе коллекций позднемиоценовой усть-суйфунской флоры установлены следующие ископаемые виды тополей: *P. balsamoides*, представленный двумя разновидностями (var. *balsamoides* Iljinsk. и var. *jarmolenkoi* Iljinsk.), *P. suaveolenoides* Baik., *P. sambonsgii* Huzioka et Suz. и *P. americana* (Lesq.) LaMotte. В отношении последнего вида необходимо заметить, что его присутствие в составе усть-суйфунских коллекций представляется мне сомнительным. От типовых образцов *P. americana* (=*P. crassa* (Lesq.) Cock.) отпечатки, отнесенные к этому вида Байковской, заметно отличаются не только отсутствием четко выраженной пары базальных жилок, но и, что не менее важно, типом зубчатости. У североамериканских образцов зубцы выпуклые, округлых очертаний, компактно расположенные вдоль края, что наблюдается и у современного *P. angustifolia* James — наиболее вероятного «преемника» ископаемого вида. У усть-суйфунских отпечатков, фигурирующих под названием *P. americana*, зубчатость нерегулярная; зубцы с прямой длинной базальной стороной и прямой короткой апикальной, иногда они слегка отогнуты кнаружи. Аналогичные отпечатки обнаружены мною в стратотипическом разрезе усть-суйфунской свиты (местонахождение 9201, Дубки, рис. 1). На мой взгляд, они относятся к роду *Salix*, хотя об идентичности их образцам, изученным Байковской, уверенно можно было бы говорить после знакомства с оригиналами последних, а не только с их фотоизображениями, не всегда позволяющими различать детали. Помимо перечисленных выше видов ископаемых тополей, в местонахождениях 9032, Вольно-Надеждинское-1 и 9017, Вольно-Надеждинское-2 (рис. 1) мною обнаружены отпечатки листьев тополя, принадлежащих виду, не имеющему близких ископаемых аналогов. Краткая характеристика ранее изученных видов и описание нового вида приводятся ниже.

Populus cf. *balsamoides* Goepp.
(табл. I, *1—4*)

P. balsamoides Goepp. 1855, Tert. Fl. Schossnitz : 23, tab. 15, fig. *5*, *6*; Якубовская, 1955, Сармат. фл. Молд. ССР : 91; Ильинская, 1956, Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. 8 (Палеоботаника), 1 : 67, табл. 8, фиг. *1*, *3*, *4*, табл. 9, фиг. *1*, 2, *5*, табл. 10, фиг. *1—3*, табл. 12, фиг. *2*, *3*, табл. 13, фиг. *9*, табл. 15, фиг. *1*, *5*, рис. 17—20; Криштофович, Байковская, 1965, Сарм. фл. Крынки : 25, табл. 1, фиг. *4*, *6*, *7*; Ильинская, 1968, Неоген. фл. Закарпат. обл. УССР : 46, табл. 1, фиг. *4*, табл. 15, фиг. *12*, табл. 55, фиг. *8*; Ахметьев, 1973, Миоцен. фл. Сихотэ-Алиня : 49, табл. 7, фиг. *5*, табл. 8, фиг. *5*; Байковская, 1974, Верхнемиоцен. фл. Южн. Приморья : 44, табл. 3, фиг. *13*, табл. 5, фиг. *7*; Фотьянова, 1988, Фл. Дальн. Вост. руб. палеог. неог. : 99, рис. 51, *1*.

Лектотип: отпечаток листа, Goepp., 1855, l. c., tab. 15, fig. *5*.

Литература по данному виду многочисленна; в номенклатурный абзац включены только основные монографические работы, вышедшие в СССР после середины 1950-х годов. В них подробно приводятся синонимика и библиография вида в предшествующие отрезки времени его изучения. В усть-суйфунской флоре присутствуют отпечатки листьев различной формы: продолговато-яйцевидные, яйцевидные, округлые. Разнообразие форм лишь подтверждает не раз высказанное мнение о большой вариабельности листьев *P. balsamoides*. По высоте подъема базальных жилок изученные экземпляры занимают промежуточное положение между разновидностями *P. balsamoides* var. *balsamoides* Iljinsk. и var. *jarmolenkoi* Iljinsk. Отметим, что таксономический ранг последней повышен до видового (Ильинская и др., 1976). Часть соответствующих ей отпечатков из флоры Ашутаса, а также отпечаток из флоры Мамонтовой Горы выделены Ильинской в особый вид *P. jarmolenkoi* (Iljinsk.) Iljinsk.

Усть-суйфунские листья близки к *P. balsamoides* из флоры Ашутаса. Они характеризуются значительными размерами (до 13 см дл. и 7.5 см шир.), рельефно выраженной сетью жилок (включая жилки третьего порядка) на нижней поверхности листа, выемчатым или сердцевидным основанием. Базальные жилки сближенные, но не супротивные, они отходят от главной немного выше основания и достигают примерно середины листа или поднимаются даже в его верхнюю половину. Краевые зубчики, в отличие от ашутасских экземпляров, несколько уплощенные, ближе к городчатым со смещением кончика с железкой в направлении верхушки листа. Последний признак, согласно Ильинской (1968), весьма важен для диагностики данного вида. Черешок длиной более 5 см.

Однако кроме экземпляров *P. balsamoides*, фигурирующих в опубликованных ранее работах по позднемиоценовым флорам Приморья (Ахметьев, 1973; Байковская, 1974), мною обнаружены в местонахождении 9032 многочисленные отпечатки листьев, весьма похожих на листья *P. balsamoides* по всем признакам, кроме, пожалуй, одного: они небольшие по размеру (4.3—8.5 см дл. и 1.6—5.0 см шир.), часто имеют продолговато-яйцевидную или дельтовидную форму. При обилии материала в тафоценозе 9032 и преобладании в других местонахождениях усть-суйфунской флоры в том же районе крупнолистных форм *P. balsamoides* это наводит на мысль о возможном существовании в позднем миоцене на территории Южного Приморья другого, «маскирующегося» под *P. balsamoides* вида ископаемого тополя. Тем не менее пока целесообразно рассматривать материал из местонахождения 9032 в объеме вида *P. balsamoides*, хотя и с известной оговоркой.

Материал: кол. 9032, несколько десятков отпечатков листьев.

Местонахождение: верх. миоцен, Южн. Приморье.

Populus suaveolenoides Baik.
(табл. II, *1*)

P. suaveolenoides Baik., 1974, Верхнемиоцен. фл. Южн. Приморья : 47, табл. 3, фиг. *1*, табл. 5, фиг. *1—4*, рис. 7 *а*, *б*.

Голотип: отпечаток листа, обр. 113-10, кол. 113 (?), верх. миоцен, усть-суйфунская свита, Южн. Приморье; Байковская, 1974, 1. с. табл. 5, фиг. *1*, рис. 7 *б*.

В местонахождениях 4130 и 9032 обнаружены отпечатки листьев тополя, вполне соответствующие типовым образцам *P. suaveolenoides*. Для них характерны округлая или почти округлая форма, относительно небольшие размеры, высоко (до 2/3 длины листа) поднимающиеся базальные жилки и коротко заостренные зубцы. Размеры последних существенно больше, чем у листьев современного *P. suaveolens* Fisch., относящегося к ряду *Suaveolentes* Kom. На это обращает внимание Байковская при сравнении ископаемого вида с листьями ныне произрастающих тополей.

Материал: кол. 4130, обр. 5, 171; кол. 9032, обр. 138.

Местонахождение: верх. миоцен, Южн. Приморье.

Populus baikovskiae Baranova ex Fotjanova
(табл. II, *2*, *3*)

P. baikovskiae Baranova ex Fotjanova, Фотьянова, 1988, Фл. Дальн. Вост. руб. палеог. неог. : 99, рис. 50, *8*; Баранова, 1967, Бот. журн. 52, 1 : 58, табл. 3, фиг. *8—10*. — *P. sambonsgii* auct. non Huzioka et Suz.: Байковская, 1974, Верхнемиоцен. фл. Южн. Приморья : 45, табл. 4, фиг. *1—4*, табл. 5, фиг. *8*, табл. 6, фиг. *17*.

Голотип: отпечаток листа, верх. миоцен. усть-суйфунская свита, Южн. Приморье, обр. 10, кол. не указана; Фотьянова, 1988, 1. с.: 99, рис. 50, *8*.

При первоописании вида (Баранова, 1967) голотип не был указан и потому действительным считается более позднее опубликование в работе Л. И. Фотьяновой (1988). Вид выделен Барановой по совету Байковской, которая затем (Байковская, 1974 : 46) дезавуировала собственную рекомендацию, ссылаясь на более позднее знакомство с материалами статьи K. Huzioka, K. Suzuki (1954), причем часть отпечатков, включенных Барановой в первоописание нового вида, отнесена Байковской к *Cercidiphyllum crenatum* (Ung.) Br., а отпечатки № 10, 11, 57 — к *Populus sambonsgii* Huzioka et Suz. Фотьянова (1988) считает, что новый вид был отвергнут необоснованно, и приводит рисунок отпечатка листа аналогичного, по ее мнению, тополя из нижнемиоценовой шахтерской свиты Сахалина.

Я разделяю мнение Фотьяновой о необоснованности отвержения вида *P. baikovskiae* вообще и в частности считаю неоправданным перенос вышеупомянутых отпечатков 10, 11, 57 в состав *P. sambonsgii*. Листья последнего (Huzioka, Suzuki, 1954 : tab. 15, fig. *4*, *5*, *7*) отличаются округло-треугольной формой с четко выраженной сердцевидностью основания, а также близким к ретикулярному рисунком жилок третьего порядка. Они с большой вероятностью относятся к тополям ряда *Tripidae* Dode, будучи весьма похожими на листья стерильных побегов *Populus tremula* L. и близкого ему сахалинско-японского вида *P. sieboldii* Miq.

Материал: кол. 4130, обр. 169, 315.

Местонахождение: верх. миоцен, Южн. Приморье.

Populus L.

Populus ustsuifunensis Pavlyutkin sp. nov.
(табл. III, IV)

Leaves very variable broadly-elliptic to elongate-ovate with rounded-cuneate base and gradually or abruptly acuminate apex with shortly attenuate tip; midrib strong or slightly arched; basal nerves almost straight diverge from base at angle 35—45° and reache to lowe third or half of blade, sending 4—5 basiscopial veins, forming loops near margin with branches to teeth; secondaries (5—7 pairs) irregular subopposite or alternate diverge at an average angle 60—70°, evently or abruptly curve up, looping along of margin with thin branches into teeth; intercalare thin, few extend to middle half-blade; tertiaries non closely spaced, thin, obscure, subperpendiculare to primaries;

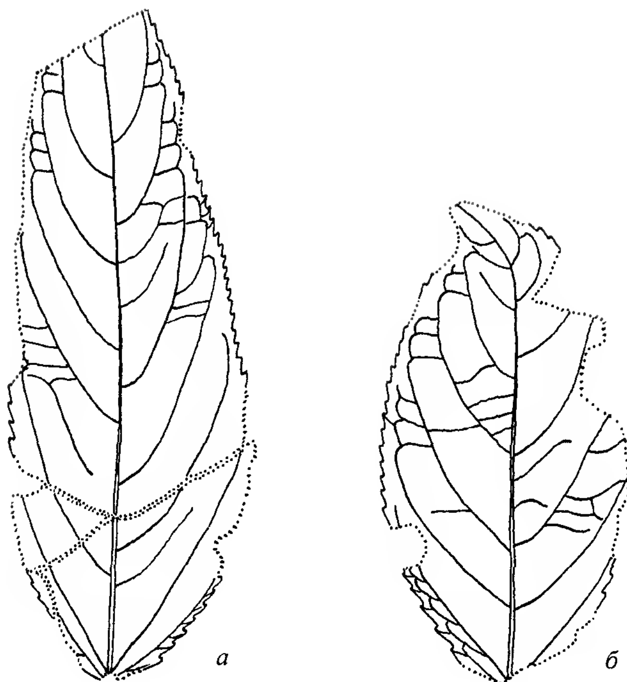


Рис. 2. *Populus ustsuifunensis* sp. nov., кол. 9017.
а — обр. 640 (голотип), *б* — обр. 504 (изотип), оба в натуральную величину.

margin serrate; teeth densely arranged, small with slightly blunted tip; at base of blade — pair of glandulars.

Holotype: leaf imprint, South Primorye, Volno-Nadezdinskoe, Upper Miocene: Coll. FEGI 9017, specimen 640 (tab. III, fig. *1*, *2*, text — fig. 2 *a*).

В состав вида включены листья 2 морфотипов: относительно узкие продолговато-яйцевидные (листовой индекс 3) и широкоэллиптические с листовым индексом 2. Размеры пластинки 5.5—13.5 см дл. и 2—5 см шир. Основание округло-клиновидное, у отдельных широкоэллиптических экземпляров слегка оттянутое; верхняя часть довольно постепенно или резко сужена с коротко оттянутым и нередко отогнутым в сторону кончиком. Главная жилка толщиной 0.8 мм в основании, прямая или слегка дуговидно изогнутая. Боковые жилки в количестве 5—7 пар (без базальных), очередные до почти супротивных, отходят от главной нерегулярно под довольно открытым (60—70°), а у отдельных экземпляров узких листьев почти под прямым углом и далее либо относительно плавно, либо резко (у узких листьев) изгибаются кверху, сильно истончаясь вблизи края и образуя серию уменьшающихся петель с вышерасположенной жилкой, посылая тонкие ответвления в краевые зубцы. Базальные жилки отходят от основания или чуть выше под более острым (30—45°), чем у боковых, углом, далее следуют почти прямые до края листа, посылая в направлении его серию базископических жилок, соединяющихся в виде петель и дающих тонкие ответвления в зубцы. Промежуточные боковые жилки немногочисленные тонкие, прослеживаются не далее середины полупластинки. Край зубчатый на всем протяжении от основания до кончика. Зубчики (4 на 1 см края) с прямой или слегка выемчато-выпуклой базальной стороной и прямой или слабовыемчатой апикальной. Железки на кончиках зубцов неразличимы; если они и есть, то очень мелкие. Черешок длиной 1.5 см не толще средней жилки при основании. На листовой пластинке у сочленения ее с черешком — 2 округлые железки.

Голотип: отпечаток листа, кол. 9017, обр. 640, табл. III, фиг. *1*, *2*, рис. 2 *а*, Дальневосточный геологический институт ДВО РАН; верх. миоцен, усть-суйфунская свита, Вольно-Надеждинское (Южное Приморье).

Несмотря на различия в форме пластинки, оба морфотипа принадлежат, на мой взгляд, одному ископаемому виду тополя. Основные элементы архитектуры пластинок сохраняются у тех и у других листьев: базальные жилки почти прямые, они не поднимаются высоко, проходят вблизи края, сохраняется число боковых жилок, угол их отхождения от главной жилки, а более резкий изгиб у удлиненных листьев — всего лишь своеобразная реакция на изменение формы. Остаются стабильными также типы третичного жилкования и зубчатости, наличие железок. Что касается различий в листовом индексе, то, как показывают наблюдения, у многих современных тополей он меняется весьма существенно в пределах вида и даже одного экземпляра растений, т. е. рассматриваемый случай не является чем-то исключительным. К тому же представляется весьма маловероятным нахождение в одном захоронении листьев 2 столь морфологически близких видов тополей.

Среди известных ископаемых видов тополей сходство по форме пластинки наблюдается (у узких листьев нашего вида) с *P. tacamahacifolia* Cheleb. (Челебаева, 1978 : табл. 4, фиг. *1—3*, табл. 24, фиг. *7*). Однако и отличия весьма существенны: у *P. tacamahacifolia*, как следует из первоописания, базальные жилки заметно не отличаются от соседних боковых по углу отхождения, который составляет 30—35°, боковые жилки при этом слабо равномерно изогнуты кверху, у него иной рисунок зубцов; они выпуклые с обеих сторон, плотно (даже с незначительным перекрытием) расположены вдоль края, в результате синусы зажаты, черешок мощный (по оценке А. И. Челебаевой) и явно (более чем в 2 раза) толще средней жилки при основании.

Гораздо больше сходства у удлиненных листьев нашего вида с отпечатками из палеогена Сахалина, ранее известными как *Euonymus celastrophylla* Baik. (Барсук, 1956), для которых позднее О. А. Сычевой (1975) предложена новая комбинация *Populus celastrophylla* (Baik.) Sych. Здесь основное отличие — в размере зубцов и их форме. Оно особенно бросается в глаза при сравнении фотоизображений увеличения края. При приблизительно равных размерах листьев и одинаковом увеличении (× 2.5) зубцы у *P. celastrophylla*, как минимум, вдвое мельче, причем это характерно для всех листьев, иллюстрирующих новую комбинацию. Неудивительно, что отпечатки листьев с таким мелкопильчатым краем были первоначально отнесены к роду *Euonymus*. От вида *P. eowightiana* (Endo) Tanai et Uemura (Tanai, Uemura, 1991) из эоцена Японии, первоначально описанного S. Endo (1968 : tab. 11, fig. *1*, *2*) как *Broussonetia imaii* Endo, отличия такие же, как и от *P. celastrophylla*. В этой связи отметим, что Сычева включила этот экземпляр из работы S. Endo в синонимический абзац вышеупомянутой комбинации. Среди современных тополей новый ископаемый вид обнаруживает сходство по форме листовой пластинки и типу жилкования с представителями самой многочисленной секции *Tacamahaca* подрода *Tacamahaca* (Spach) R. Kam. Учитывая наличие железок при основании, более вероятным в качестве возможного близкого аналога представляются виды из ряда *Laurifoliae* Kom.

Материал: кол. 9017, обр. 57, 75, 83, 95, 96, 105, 114, 210, 213, 214, 338, 381, 410, 453, 493, 504, 527, 548, 567, 617, 629, 630, 640 (голотип); кол. 9032, обр. 261, 282.

Местонахождение: верх. миоцен, Южн. Приморье.

Populus sp.
(табл. II, *4*, *5*)

В местонахождении 9017, в так называемом нижнем флористическом комплексе (Павлюткин, 1997), на штуфе неплотного песчаника обнаружен отпечаток листа продолговатой формы шир. 4.5—5.0 см и дл. сохранившейся части 13 см, с параллельными сторонами и с четко выделяющимися базальными жилками, дающими

серию базисконических ответвлений к краю листа. Характерно большое (более 15) количество боковых жилок, отходящих под углом 50—60°, вначале почти прямых, а затем изгибающихся кверху и через серию уменьшающихся петель соединяющихся с вышерасположенной боковой жилкой. Почти в каждом интервале — промежуточная жилка, прослеживающаяся до середины полупластинки и там соединяющаяся с боковой, причем в одних случаях она протягивается конформно боковым, а в других — несколько несогласно по отношению к ним. В некоторых аренах отмечается еще одна укороченная жилка. Третичные жилки слабо различимы, особенно в окрестностях главной жилки, но ближе к краю они ориентированы косо под острым углом к боковым (табл. I, *5*). Край листа почти на всем протяжении стерт, лишь в левом верхнем углу фотоотпечатка (табл. I, *4*) неясно просматриваются низкогородчатые зубцы.

Данный отпечаток по совокупности морфологических признаков я отношу к роду *Populus*. Он напоминает *Populus eowightiana* (Tanai, Uemura, 1991 : 70, tab. 3, fig. *1*, *2*; Тащи и др., 1996 : 118, табл. 6, фиг. *1*, *2*, *5*, *6*), отличаясь от него более острым углом отхождения боковых жилок и в свою очередь косо отходящими от них третичными жилками (у *P. eowightiana* последние, согласно описавшим его авторам, перпендикулярны боковым), а также, похоже, и типом зубчатости. Сходство по конфигурации листовой пластинки и общему плану жилкования намечается и с *Rhamniphyllum ussuriense* Krysht. (Криштофович, 1946 : 29, табл. 4, фиг. *2*, *3*, *4*, табл. 5, фиг. *1*, *2*, рис. 4), однако у листьев этого, пока загадочного, таксона более острый угол отхождения боковых жилок и мелкопильчатый край. Учитывая ограниченность материала и отсутствие или нечеткость некоторых важных деталей архитектуры пластинки, рассматриваемый листовой морфотип тополя дается пока в открытой номенклатуре.

Материал: кол. 9017-1, обр. 1.

Местонахождение: верх. миоцен, Южн. Приморье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахметьев М. А. Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи). М., 1973. 86 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 247).

Байковская Т. Н. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л., 1974. 136 с.

Баранова М. А. Новые данные по верхнемиоценовой флоре Приморья // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 53—61.

Борсук М. О. Палеогеновая флора Сахалина (конгломератной и нижнедуйской свит) // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. М., 1956. Т. 12. 89 с.

Жизнь растений. Т. 5(2). М., 1981. 512 с.

Ильинская И. А. Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л., 1968. 107 с.

Ильинская И. А. Обзор ископаемых видов подрода *Tacamahaca* рода *Populus* (*Salicaceae*) и новые меловые платаны (*Platanaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 119—126.

Ильинская И. А., Пнева Г. П., Шварева Н. Я. Флора Мамонтовой Горы по отпечаткам листьев // Миоцен Мамонтовой Горы (стратиграфия и ископаемая флора). М., 1976. С. 66—130. (Тр. Ин-та геол. и геоф. СО АН СССР; Вып. 233).

Криштофович А. Н. Миоценовые растения из суйфунской свиты Уссурийского края // Бот. журн. 1946. Т. 31. № 4. С. 7—34.

Павлюткин Б. И. Находка остатков букового леса в усть-суйфунской свите Южного Приморья (Дальний Восток России) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 54—61.

Сычева О. А. Род *Populus* в палеогеновой флоре Сахалина // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1755—1760.

Тащи С. М., Аблаев А. Г., Мельников Н. Г. Кайнозойский бассейн Западного Приморья и сопредельных территорий Китая и Кореи. Владивосток, 1996. 148 с.

Фотьянова Л. И. Флора Дальнего Востока на рубеже палеогена и неогена. М., 1988. 182 с. (Тр. Палеонт. ин-та АН СССР; Вып. 231).

Челебаева А. И. Миоценовые флоры Восточной Камчатки. М., 1978. 156 с.

Endo S. The flora the Eocene Woodwardia Formation, Ishikari coal field, Hokkaido, Japan // Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo, 1968. Vol. 11. N 4. P. 411—448.

Huzioka K., Suzuki K. The flora of the Shiotsubo Formation of the Aizu lignite field, Fukushima Prefec., Japan // Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S. 1954. N 14. P. 133—142.
Tanai T., Uemura K. The Oligocene Noda Flora from the Yuya-Wan Area of the Western End of Honshu, Japan (I) // Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo, 1991. Vol. 17. Ser. C. N 2. P. 57—80.

SUMMARY

Some problems of ecology and systematics of the fossil *Populus* L. representatives from the Late Miocene Ust'Suifun suite of Primorye are discussed. The species distinguished earlier are described briefly. The description (from leaf imprints) of the new fossil poplar species *P. ustsuifunensis* Pavlyutkin is given.

УДК 581.526.33 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 11

© **О. В. Галанина, Е. Н. Андреева, Е. О. Кузьмина**

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ОХРАНЯЕМОЙ ЧАСТИ КУДРОВСКОГО БОЛОТА (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

O. V. GALANINA, E. N. ANDREJEVA, E. O. KUZMINA. VEGETATION COVER OF THE PROTECTED PART OF KUDROVSKOYE MIRE (LENINGRAD REGION)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: gala@ctinct.ru
Поступила 20.12.2000

Впервые приведена подробная характеристика растительного покрова охраняемой части Кудровского болота, собраны воедино разрозненные литературные и фактические данные, относящиеся к данному болотному объекту, наглядно представлен оригинальный материал авторов в виде таблиц и схем, содержится информация о находке редких видов печеночных мхов.
Ключевые слова: болото, растительность, карта, Ленинградская обл., охрана.

Болото Кудровское расположено на границе Гатчинского и Тосненского административных районов Ленинградской обл. Его северная и северо-восточная части, относящиеся к Лисинскому опытному лесхозу, имеют охранный статус и входят в состав регионального комплексного заказника «Лисинский». Заказник был организован в 1976 г. с целью сохранения старейшей базы научных исследований (с 1805 г.) Лесного ин-та, ныне Лесотехнической академии.

Исследованная территория относится к Лужско-Оредежскому ландшафту, расположенному в пределах древней девонской низины (Исаченко и др., 1965). Здесь располагается целый ряд довольно крупных болот: Кауштинское, Рамболовское, Машинское и другие, из которых самое крупное — Кудровское.

В четвертичное время территория представляла собой дно озерно-ледникового бассейна, в более глубоких частях которого отложились ленточные глины, на мелководьях — пески или моренный суглинок, а также озовые пески (200 лет..., 1997).

Равнинный рельеф, слабо развитая гидрографическая сеть и тяжелые по механическому составу подстилающие породы создают условия избыточного поверхностного увлажнения и развития процессов заболачивания.

Кудровское болото занимает водораздел рек Тосна и Оредеж. Его общая площадь составляет 2235 га (Торфяной..., 1950), из которых в пределах территории лесхоза находится лишь 675 га. Болото вытянуто с севера на юг, его протяженность в этом

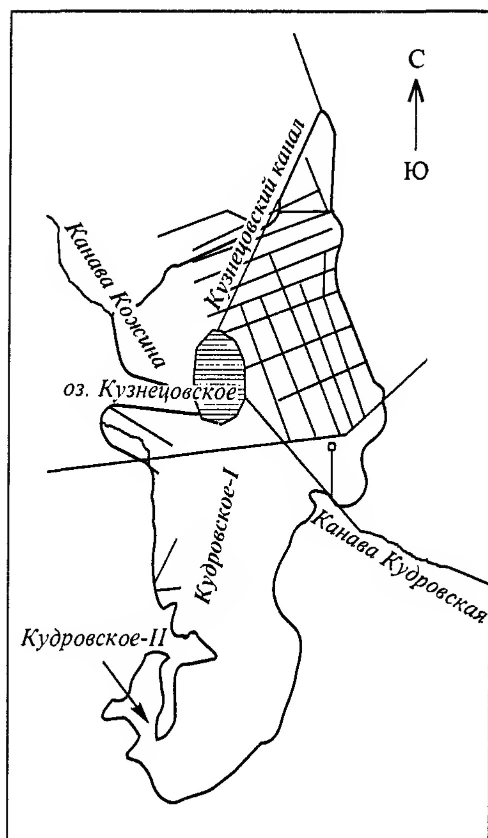


Рис. 1. Карта-схема Кудровского болота.

направлении равна 10 км. Средняя щирина составляет всего 2.3 км. Таким образом, Кудровское болото имеет овальную конфигурацию с плавными очертаниями (рис. 1).

Согласно справочнику и карте «Торфяных месторождений» (1980), мы имеем дело с болотным массивом, который состоит из 2 неравноценных частей — основной, обозначенной как Кудровское-I, и небольшого сильно обводненного болота Кудровское-II с мезотрофной растительностью. Вероятно, на начальных стадиях болота развивались независимо, но затем через узкий перешеек соединились в единый массив.[1]

Кудровское болото является приозерным болотом. Оз. Кузнецовское, вокруг которого расположено Кудровское болото, имеет площадь 73 га. Озеро представляет собой остаточный водоем позднеледникового озерного бассейна. Оно также имеет характерную овальную форму, вытянутую с севера на юг. Озеро мелкое, его средняя глубина составляет всего лишь 0.92 м.

Известно, что болота могут образовываться в результате постепенного заболачивания суши или заторфовывания водоемов. Как показали стратиграфические исследования торфяной залежи, большинство болот Лисино (в пределах территории лесхоза) образовались в результате постепенного заболачивания суши (200 лет..., 1997). В случае Кудровского болота, очевидно, имели место оба процесса.

В архиве Северо-Западного геологического управления сохранились материалы рекогносцировочных исследований Кудровского болота, выполненные Ленгипроторфом в 1940 г. Геоботанической группой руководил М. Х. Качурин.

[1] Далее под «Кудровским болотом» мы имеем в виду Кудровский болотный массив.

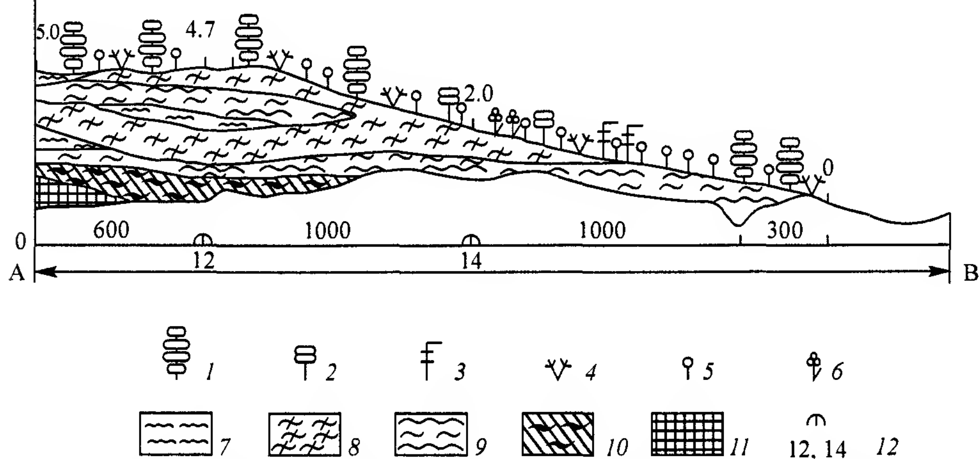


Рис. 2. Строение торфяной залежи по магистральному профилю AB в изученной части Кудровского болота.

1 — *Pinus sylvestris* f. *litwinowii*, *2* — *P. sylvestris* f. *wilkommii* *3* — *P. sylvestris*, сухостой, *4* — болотные кустарнички, *5* — *Eriophorum vaginatum*, *6* — *Scheuchzeria palustris*. Верховые торфы: *7* — магелланикум, *8* — фускум, *9* — сфагново-пушицевый. Переходные: *10* — сфагновый; *11* — допплеритовый сапроколл, *12* — буровые скважины (12, 14). Арабскими цифрами указана мощность торфяной залежи, м; по горизонтальной оси — длина профиля, м.

Детальная торфяная разведка болота выполнялась в 1972 г. Ленинградской экспедицией Торфгеологии. По ее данным торфяное месторождение Кудровское занимает бессточную ледниковую котловину и имеет озерное происхождение, что подтверждается наличием сапропеля. Мощность сапропеля невелика — 0.5 м, и лишь в отдельных точках она достигает 0.7—0.8 м. Сапропель также встречается в наиболее глубоких впадинах дна болота.

Минеральное дно сложено озерно-ледниковыми суглинками, изредка встречаются лишь пятна песков. Средняя глубина болота 3.03 м. Наибольшая глубина обнаружена в южной части массива, она достигает 7.4 м. Средняя глубина здесь также выше.

Почти на всем протяжении своего существования торфяная залежь развивалась в условиях обедненного водно-минерального питания, исключительно атмосферного. В результате чего образовалась залежь верхового типа. Слабая степень разложения свидетельствует об условиях повышенного обводнения, в которых она формировалась.

На всем болоте преобладающим является верховой тип залежи, он составляет 88 %. Выделяются 3 вида залежи: магелланикум, фускум и комплексная залежь.

Залежь, образованная *Sphagnum magellanicum*, занимает наибольшую площадь. На рис. 2 приведен стратиграфический разрез, показывающий строение торфяной залежи северо-восточной части Кудровского болота. Здесь сфагновая толща образована, в основном, *Sphagnum fuscum*. Магелланикум-торф встречается в виде узких прослоек. Сфагново-пушицевая залежь подстилается сфагновым переходным торфом.

А. А. Родэ (1931), работавший в Лисино, пришел к выводу, что на процесс подзолообразования в почве накладывается процесс болотный, при этом грунтовые воды не оказывают на него влияния, так как залегают достаточно глубоко. Заболачивание же вызывается только водами атмосферного происхождения, и прежде всего верховодкой. В настоящее время питание болота также осуществляется за счет атмосферных осадков, количество которых составляет около 700 мм в год. Влияние поверхностно-сточных вод незначительно и сказывается лишь в узкой окраинной полосе.

Окружающие суходолы сложены суглинками и частично песками, на которых произрастают хвойно-мелколиственные и хвойные леса, представленные ельниками черничными и кисличными, часто с участием липы и обилием неморальных видов. Интересно отметить постоянное присутствие на вывалах ели неморального мха *Schistostega pennata* Hedw.,[2] который сохраняется и на вырубках.

С востока к болоту примыкал мощный песчаный оз, который был практически полностью выработан. На озах южной части лесхоза (кв. 174, 175) распространены ельники сложные.

В 1879—1900 гг. Кудровское болото наряду с болотными массивами «Суланда», «Хейновское» было использовано как полигон для осуществления в Лисино первого проекта в России по направленному осушению. Работы проводила экспедиция под руководством И. К. Августиновича. Было прорыто 53.25 км канав, но осушение оказалось безуспешным.

Д. М. Кравчинский в 1911 г. в работе «Лисинская казенная лесная дача» отмечал, что при осушении глубоких болот наблюдается только некоторое «обсыхание» поверхности вследствие отвода некоторой части воды каналами. Здесь каналы быстро заплывают, и «моховые болота вскоре оказываются в своей прежней площади».

Массив повторно частично осушен в 1929 г. для лесомелиоративных целей. Редкая сеть валовых канав еще заметна в северо-восточной части болота. Есть сведения, что канавы уже заплыли к 1940 г.

В настоящий момент поверхность болот прорезают 3 крупных искусственных канала. В прошлом веке так называемая «Канава Кожина» использовалась для лесосплава. В 1935 г. был осуществлен проект осушительно-сплавного канала «Кузнецовский», протяженностью 12 км. Площадь его водосбора составила около 200 га. Кузнецовский канал, вытекающий из оз. Кузнецовское и впадающий в ручей Сердце и далее в р. Тосно, представляет собой бывший ручей. Средняя ширина русла первоначально составляла 7—9 м, сейчас не более 2—3 м. Сохранились 3 дамбы. Сплав древесины по каналу проводился до 1955 г. (200 лет..., 1997). Местные жители помнят времена, когда было возможно сплавляться по каналу на лодке. В настоящее время канал зарос *Calla palustris* L.[3] и *Sphagnum riparium* Aongstr.

Изучаемое болото располагается в подзоне южной тайги. Согласно болотному районированию бывшего СССР (Боч, Мазинг, 1979), болото Кудровское расположено в зоне выпуклых олиготрофных грядово-мочажинных болот. Данная зона характеризуется наличием грядово-мочажинных комплексов и преобладанием торфяной залежи верхового типа. Грядово-озерковые участки могут встречаться также.

По Н. Я. Кацу (1948), болото относится к Ладожско-Ильменско-Западнодвинской провинции грядово-мочажинных торфяников. Для данной провинции характерной чертой является ограниченное распространение лишайников и участков с деградировавшим сфагновым покровом.

В пределах провинции выделяется особый географический тип: ильменско-западнодвинский. Кац отмечал 2 географических варианта ильменско-западнодвинского типа: один — западный с ярусом вереска, другой — восточный, без вереска. Его место занимает подбел, а иногда — водяника. Хотя граница между вариантами не установлена, предположительно, согласно Кацу, она проходит восточнее меридиана Ленинграда.

В системе Т. К. Юрковской (1992) Кудровское болото относится к типу Западнорусских верховых болот в рамках группы Северозападноевропейских сфагновых верховых.

Основой для написания данной статьи послужили материалы, полученные авторами во время полевых исследований в июне 2000 г. Работа проводилась в рамках программы «Интеграция» с целью создания карты растительности охраняемой части

---

[2] Латинские названия мохообразных приведены по: А. Д. Потемкин, Е. Н. Андреева (1999); Л. Е. Курбатова и др. (1999).

[3] Латинские названия высших сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

Кудровского болота. Сбор архивных материалов и определение образцов сфагновых мхов выполняла Е. О. Кузьмина. Сбор листостебельных и печеночных мхов, а также их определение произведены Е. Н. Андреевой. Геоботаническая карта составлена О. В. Галаниной на основе дешифрирования аэрофотоснимков и сделанных ею геоботанических описаний.

Детально изученная территория находится в северо-восточной части Кудровского болота. Центр болота слабо выпуклый, на склоне хорошо выражен грядово-мочажинный комплекс. Гряды и мочажины параллельны друг другу и концентрические по отношению к выпуклому центру болота. Грядово-мочажинный комплекс занимает около 40 % площади, оставшаяся часть приходится на окраинные олиготрофные комплексы и гомогенные сообщества с ровной или слабо волнистой поверхностью. Характерны безлесные комплексы с господством пушицы.

В обследованной части болота явления регресса незначительны, лишайники встречаются единично. Флора сосудистых растений крайне бедна и насчитывает 16 видов. Выявлено 24 вида листостебельных мхов, из них 11 видов сфагнов и 14 видов печеночных мхов, среди которых найден новый вид для Ленинградской обл. — *Riccardia chamedryfolia* (With.) Gott., а также была собрана *Cephaloziella elachista* (Gott. et Rabenh.) Schiffn., приводимая ранее только для Карельского перешейка, сборы которой отсутствуют в гербарии БИН РАН (Потемкин, Андреева, 1999). К интересным находкам, распространение которых связано с верховыми болотами, относятся следующие виды печеночных мхов: *Cephalozia loitlesbergeri* Schiffn., *C. pleniceps* (Aust.) Lindb., *Cladopodiella francisci* (Hook.) Buch ex Joerg., *Kurzia pauciflora* (Dicks.) Grolle.

Первичная структура растительного покрова болота нарушена опытной мелиорацией. В северной части болота зафиксированы локальные пожары 1972 и 1992 гг.

В ходе работ по изучению растительного покрова Кудровского болота составлена геоботаническая карта на охраняемую часть, входящую в заказник «Лисинский» (рис. 3). На карте показано пространственное распределение растительных сообществ и наглядно демонстрируется их площадное соотношение. Наибольшую площадь в изучаемой части болота занимают облесенные сосной олиготрофные участки с пушицево-кустарничково-сфагновыми сообществами (рис. 3, *6*).

Северная часть болота «Кудровское» представляет собой сосново-кустарничково-пушицево-сфагновое мозаичное сообщество (рис. 3, *1*). Микрорельеф здесь кочковатый с хорошо различающимися микрогруппировками на приствоповых повышениях и между ними. Высота сосны достигает 5 м.

Из кустарничков преобладает *Chamaedaphne calyculata*, а *Ledum palustre* образует характерные пятна. Часто встречается *Andromeda polifolia*, обилен *Empetrum nigrum*. Значительно реже чем кассандра и багульник образует микрогруппировки *Calluna vulgaris*. Спорадически встречается *Rubus chamaemorus*.

В моховом покрове в целом преобладает *Sphagnum angustifolium*, на кочках доминирует *Sphagnum fuscum*, к нему примешивается *Sphagnum magellanicum*. На приствоповых повышениях характерны лесные виды зеленых мхов *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum polysetum* и *D. scoparium*. Последний вид отмечен только 1 раз: на границе между болотом и суходолом.

Южнее сосны изреживаются, они становятся ниже, их средняя высота достигает только 2 м. Это узкая экотонная полоса (рис. 3, *2*), которая образует переход к следующему участку болота. Одиночные деревья расположены далеко друг от друга. Мелкокочковатый микрорельеф образован полностью пушицей влагалищной *Eriophorum vaginatum*. Она доминирует абсолютно в растительном покрове. Это болото может быть охарактеризовано как пушицево-сфагновое с редкой сосной. Доля *Sphagnum angustifolium* в сложении мохового яруса возрастает, тогда как *Sphagnum fuscum* теряет свою доминирующую роль на кочках и находится в равной пропорции со *Sphagnum magellanicum* в этом сообществе. *Polytrichum strictum* является неотъемлемой составляющей сообщества, его доля участия в проективном покрытии кочек достигает 10 %. Часто вместе с политрихумом произрастает *Aulacomnium palustre*,

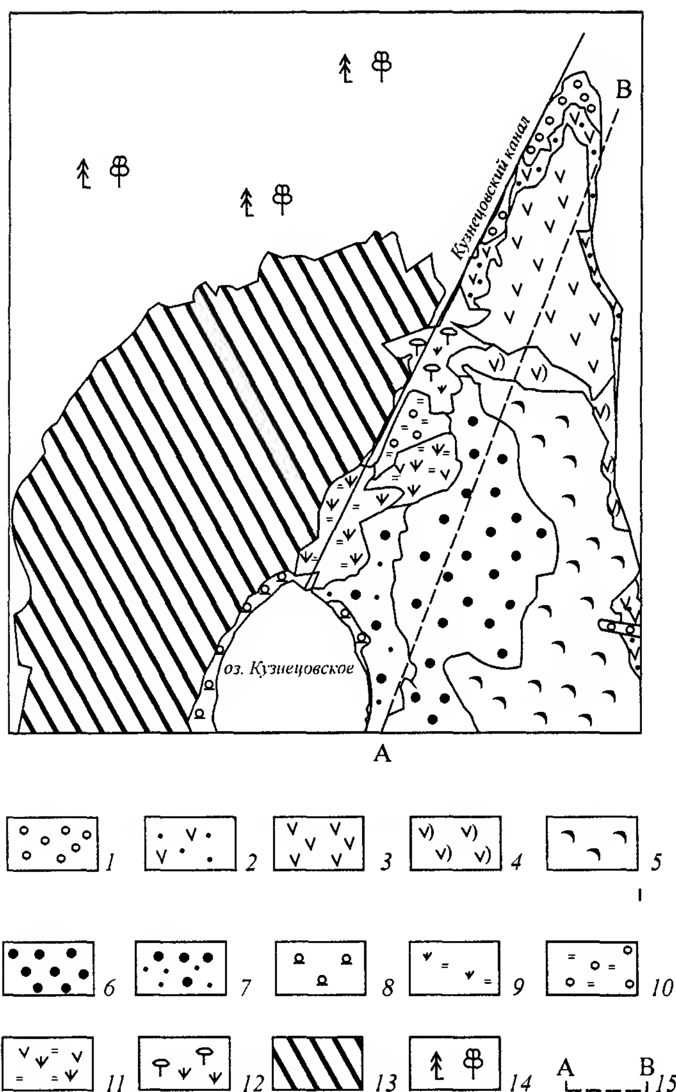


Рис. 3. Карта растительности обследованной части Кудровского болота (h — высота сосен, м).

1—12 — болотная растительность, сообщества: *1* — сосново-кустарничково-пушицево-сфагновое; h = 5 м (*Andromeda polifolia, Chamaedaphne calyculata, Eriophorum vaginatum, Sphagnum angustifolium, S. fuscum, S. magellanicum*), *2* — пушицево-сфагновое с сосной (*Eriophorum vaginatum, Sphagnum angustifolium*); h = 1—3 м, *3* — пушицево-сфагновое с очень редкой сосной в группах; h = 0.5—2 м (*Eriophorum vaginatum, Sphagnum angustifolium, S. magellanicum*), *4* — пушицево-сфагновое с сухостоем сосны до 30 % (*Eriophorum vaginatum, Andromeda polifolia, Sphagnum angustifolium*); h = 0.3—0.7 м, *5* — грядово-мочажинный комплекс: шейхцериево-сфагновые (*Scheuchzeria palustris, Sphagnum balticum*) мочажины и кустарничково-пушицево-сфагновые (*Empetrum nigrum, Andromeda polifolia, Chamaedaphne calyculata, Eriophorum vaginatum, Sphagnum fuscum*) гряды с живой сосной; h = 0.5—1 м или сухостоем 2—3 м, *6* — сосново-пушицево-кустарничково-сфагновое (*Eriophorum vaginatum, Empetrum nigrum, Rubus chamaemorus, Sphagnum magellanicum, S. fuscum, S. angustifolium*); h = 2.5—3 м, *7* — пушицево-кустарничково-сфагновое с разновозрастной сосной (*Eriophorum vaginatum, Calluna vulgaris, Empetrum nigrum, Sphagnum fuscum, S. angustifolium*); h = 0.5—2.5 м, отдельные 3.5 м, *8* — сосново-кустарничково-сфагновое (*Vaccinium uliginosum, Vaccinium vitis-idaea, Sphagnum angustifolium*); h = 9—10 м, *9* — кустарничково-политрихово-сфагновое послепожарное (*Calluna vulgaris, Polytrichum strictum, Sphagnum angustifolium*), *10* — разновозрастное послепожарное сосново-кустарничково-политриховое, *11* — пушицево-кустарничково (*Calluna vulgaris*)-сфагновое с подростом сосны, *12* — сосново-пушицево-кустарничково-сфагновое (*Ledum palustre, Empetrum nigrum, Sphagnum magellanicum, S. angustifolium*); h = 7—8 м; *13* — необследованная болотная территория; *14* — лесная растительность; *15* — магистральный профиль.

проективное покрытие которого в некоторых случаях превышает проективное покрытие *Polytrichum strictum*.

С продвижением в глубь массива по направлению к оз. Кузнецовскому встречается сосна слабой жизненности, а также сухостой. Высота сосны 0.5—2 м. Единично появляется *Betula pubescens*. На кочках обильны *Andromeda polifolia*, *Oxyccocus palustris*. Большинство кочек образовано *Sphagnum angustifolium* (до 75 %) и *S. magellanicum* (20 %), а также *Polytrichum strictum*. Изредка встречаются крупные кочки с кассандрой и *Sphagnum fuscum* (рис. 3, *3*). Отмечены небольшие сухие римпи с *Cladopodiella fluitans*.

Это протяженное по площади сообщество сменяется неширокой переходной полосой, в которой появляются первые неявные мочажины со *Sphagnum balticum* (рис. 3, *4*). Это сообщество постепенно переходит в грядово-мочажинный комплекс, который занимает весь восточный склон болота (рис. 3, *5*).

В грядово-мочажинном комплексе гряды занимают в среднем 70 % площади, на мочажины приходится 30 %, иногда их доля увеличивается до 60 и даже 80 %.

Мочажины грядово-мочажинного комплекса заняты *Sphagnum balticum*, реже *S. majus* и *S. cuspidatum*, в них растет шейхцерия, имеющая спорадическое распространение, единично произрастает клюква.

Кустарничково(*Empetrum nigrum*)-пушицево-сфагновые гряды характеризуются доминированием *Sphagnum fuscum* (70—80 % проективного покрытия гряд) и присутствием *Sphagnum angustifolium*, который в отдельных случаях теснит *S. fuscum*. Между сфагновыми кочками обильны как болотные мхи (*Cladopodiella fluitans*, *Cephalozia pleniceps*, *Cephaloziella elachista*, *Mylia anomala*, *Dicranum bonjeanii*), так и лесные (*Cephalozia bicuspidata*, *Chiloscyphus profundus*, *Ptilidium ciliare*, *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Plagiothecium laetum*). В целом покрытие мхов незначительно, за исключением *Polytrichum strictum*. В мелиоративных канавах найдена *Cladopodiella francisci*.

В центре болота располагается его вершина и верхняя часть склона (рис. 3, *6*). Они заняты довольно гомогенным олиготрофным пушицево-кустарничково-сфагновым сообществом, облесенным *Pinus sylvestris* f. *litwinowii*, высотой 2.5 м. Из кустарничков преобладает *Empetrum nigrum*. Крупные болотные кустарнички *Chamaedaphne calyculata* и *Ledum palustre* концентрируются вокруг сосен, растущих группами.

Эта часть болота искусственно разделена на квадраты, границами которых служат заплывшие канавы. Вдоль бывших канав, напоминающих визирные просеки, развивается влаголюбивая растительность со *Sphagnum fallax*, *S. flexuosum*, пушицей, а местами и *Scheuchzeria palustris*, древостой отсутствует.

Контур 7 (рис. 3) представляет собой пушицево-кустарничково-сфагновое сообщество с разновозрастной сосной. Обилен подрост сосны высотой до 0.5 м. Микрорельеф кочковатый, на кочках доминируют поочередно *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum*. *Sphagnum fuscum*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum* слагают моховой покров. Здесь был собран зеленый мох *Plagiothecium laetum*, а также отмершие экземпляры *Polytrichum commune*. Обращает на себя внимание присутствие печеночников, таких как *Calypogeia muelleriana*, *Cephalozia loitlesbergeri*, *Chiloscyphus profundus*, *Mylia anomala*.

Оз. Кузнецовское окружено узким кольцом приозерного сосняка. Высота сосны достигает 10 м. Восточный берег озера напоминает береговой вал, он размывается водой и обрушивается из-за сильного прибоя, вызванного западными ветрами. Сообщество сосново-кустарничково-сфагновое. Характерно обилие *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre*. Сомкнутость древостоя составляет 0.5—0.6 м. В моховом покрове преобладает *Sphagnum angustifolium*. Присутствуют и слагают моховой покров *Polytrichum strictum*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum magellanicum*, встречаются лишайники рода *Cladonia* (рис. 3, *8*).

Gymnocolea inflata была отмечена только в оз. Кузнецовском. Также были собраны *Dicranella cerviculata*, *Orthodicranum montanum*, *Pohlia nutans* и наземная

форма *Warnstorfia fluitans*, которая также плавала у берега вместе с *Cladopodiella fluitans*.

Всю восточную часть Кудровского болота охватывает участок опытной мелиорации (рис. 1). Вдоль Кузнецовского канала располагаются участки, которые подверглись ее наибольшему влиянию (рис. 3, *9*, *10*, *11*). Часть из них горела. На этих участках отмечается некоторое улучшение роста сосны и увеличение роли кустарничков в растительном покрове. Как следствие пожара мы рассматриваем усиление роли *Polytrichum strictum* и увеличение обилия вереска. Последнее особенно очевидно на участке *9*, горевшем в 1992 г., где в сообществе был полностью уничтожен древостой, а физиономически он напоминает верещатники Шотландии.

Вдоль канавы собрана *Buxbaumia aphylla*, вид, характеризующий послепожарные сукцессии. В то же время другие мхи занимают нехарактерные экотоны: *Orthodicranum montanum* вместе с *Mylia anomala* образуют сплошное покрытие берегов канавы.

Контур *12* — результат осушительной мелиорации на этом болоте. Здесь вырос сосняк болотно-кустарничково-сфагновый. Сосны имеют растущую форму. Из кустарничков преобладает *Ledum palustre*, обильны *Chamaedaphne calyculata*, *Empetrum nigrum*. Отмечается значительное участие *Vaccinium vitis-idaea* в травяно-кустарничковом ярусе. Пристволовые кочки образованы *Sphagnum magellanicum*, межкочья — *S. angustifolium*. Доля участия зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum bonjeanii*, *Polytrichum strictum*, *Warnstorfia fluitans*) составляет до 1—3 %.

К западу от Кузнецовского канала расположено так называемое «горелое болото». Пожар произошел в 1972 г. Урочище представляет собой кустарничково-политрихово-сфагновое (*Sphagnum angustifolium*) болото. Высота сосны всего 1—1.5 м, сохранились отдельные крупные экземпляры, уцелевшие при пожаре. Часть болота подверглась повторно выгоранию во время пожара 1992 г. Здесь сгорел практически весь древостой. Наблюдается подрост *Betula pubescens*.

Выполненные нами геоботанические описания сгруппированы и сведены в табл. 1—3.

Табл. 1 содержит геоботанические описания гомогенных болотных сообществ. Анализируя ее, легко заметить, что к видам с высокой константностью следует отнести *Eriophorum vaginatum* и *Empetrum nigrum*, а также *Chamaedaphne calyculata*. Они же обычно выступают и в роли доминантов. *Calluna vulgaris* встречается реже, но иногда обилен, его роль значительно увеличивается на послепожарных местообитаниях. В моховом покрове преобладает *Sphagnum angustifolium*; *S. magellanicum* постоянен, в среднем его проективное покрытие составляет 20—35 %; *S. fuscum* играет незначительную роль в сложении мохового яруса этих сообществ и только в верхних частях склона, вблизи вершины, он начинает господствовать.

Асс. Sphagnetum magno-pinosum занимает окраинные части и склон изучаемой части олиготрофного болота (табл. 1, описания *1*, *2*, *11*, *14*).

Сообщества с *Pinus sylvestris*, образующие лесное кольцо вокруг Кузнецовского оз., и участок успешной опытной лесомелиорации, очевидно, должны быть отнесены к асс. Pinetum sphagnosum Kaks 14 (табл. 1, *7*, *10*, *4*).

Описания грядово-мочажинных комплексов сведены в табл. 2 и 3. Отдельно рассматривается растительность гряд (табл. 2) и мочажин (табл. 3).

Все гряды являются пушицево-сфагновыми с *Empetrum nigrum* и с несколько меньшим участием *Chamaedaphne calyculata*, почти всегда на грядах можно увидеть одиночные экземпляры *Pinus sylvestris* f. *litwinowii* и *wilkommii*. На грядах доминирует *Sphagnum fuscum*, доля *S. magellanicum* резко сокращается. В нижних частях гряд появляется *S. rubellum*. Растительность гряд может быть отнесена к субасс. typicum в рамках асс. Ledo-Sphagnetum fusci Du-Rietz 21 по продромусу синтаксонов растительности болот Северо-Запада, предложенному Боч, Смагиным (1993).

Мочажины неглубокие, шейхцериево-сфагновые со *Sphagnum balticum*. В переобводненных мочажинах встречается *S. majus* и *S. cuspidatum*. Растительность мочажин относится к асс. Caricetum limosae, Osvald 23 (фация Scheuchzeria palustris, субасс. Sphagnetosum baltici).

ТАБЛИЦА 1

Сводные данные геоботанических описаний

Виды	Номер описания											
	1	*2*	*3*	*6*	*7*	*10*	*14*	*14*	*11*	*8*	*12*	*16*
Betula pubescens			1									
Pinus sylvestris, h, m, м	5	2	0.5—2	1—1.5	9—10	3—4	7—8	1.5—2	0.3—0.5	2—2.5	0.3	0.5
Экологическая форма	litw.	litw.	litw.	раст.	раст.	раст.	ulig.	litw.	litw.	litw.	wilk.	сух.
	4	2	1	4	4	4	4	3	2	3	2	1
Andromeda polifolia	4	3	4					1	2	2	r	3
Calluna vulgaris	2	1		4		2				4		
Chamaedaphne calyculata	4	3	2			3	3	3	1	2	2	1
Empetrum nigrum	3	2	r		1	2	4	3	4	4	3	r
Ledum palustre	3			2	2	3	4	2	2	2	r	
Oxyccocus microcarpus		2						2				
O. palustris	2	2	3		r	2	2	2	3	3	2	3
Vaccinium vitis-idaea					3	2	3					
V. uliginosum		r		2	4		3					
Rubus chamaemorus	2			2	2	2	2	4	3	2	2	2
Eriophorum vaginatum	4	5	5	2	2	2	3	3	3	3	2	2
Drosera rotundifolia	r								r			
Sphagnum angustifolium	40	65	75	65	65—70	15—20	20—30	30	25	25	15	
S. balticum			+									
S. capillifolium												10
S. fallax		к										
S. flexuosum		к								к		40
S. fuscum	35	8—10					< 5—10	25	25—30	70	80	20
S. magellanicum	15	15	20	5	< 5	35	45—50	40	30	5—10	5	15—20
Aulacomnium palustre	+	+		+	5							
Dicranella cerviculata					+							
Dicranum bonjeanii							+					
D. polysetum	1				2	15						
D. scoparium	+											

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Номер описания											
	1	*2*	*3*	*6*	*7*	*10*	*14*	*14*	*11*	*8*	*12*	*16*
Orthodicranum montanum				+	+							
Plagiothecium laetum										+		
Pleurozium schreberi	3				8—10	20	1—3					
Pohlia nutans					+							
Polytrichum commune										+		
P. strictum	< 5	10	5	30	8—10		+	< 3	< 3	< 5	+	
Calypogeia muelleriana										+		
Cephalozia bicuspidata				+							+	
C. loitlesbergeri										+		
C. pleniceps											+	
Chiloscyphus profundus										+		
Cladopodiella fluitans			+									
Gymnocolea inflata					+							
Kurzia pauciflora											+	
Mylia anomala				+						+	+	
Riccardia chamedryfolia											+	
Warnstorfia fluitans					+		+					
Cladonia arbuscula					+							
C. rangiferina					+							

Примечание к табл. 1, 2, 3. Для видов травяно-кустарничкового яруса приводится обилие по 6-бальной шкале. «г» — присутствие единичных особей. Для видов мохово-лишайникового яруса указано проективное покрытие, %. к — вид собран в мелиоративной канаве.

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав сообществ гряд грядово-мочажинных комплексов

Виды	Номер описания					
	5	*9*	*15*	*13*	*20*	*19*
Betula pubescens		+				
Pinus sylvestris, h, m,м	0.3—0.7	0.5—1	сух.	0.5—1	0.5—2	1.5
Экологическая форма	wilk.	litw.	—	litw., wilk.	wilk., сух.	wilk.
	1	2	—	2	1	2
Andromeda polifolia	3	2	1	2	2	3
Chamaedaphne calyculata	2	2	3	2	2	
Empetrum nigrum	2	2	3	3	3	4
Ledum palustre		1	2	2	1	1
Oxyccocus microcarpus					r	
O. palustris	1	2	2	3	2	3
Rubus chamaemorus		1				
Drosera rotundifolia			1	1	r	
Eriophorum vaginatum	3	5	3	4	3	4
Scheuchzeria palustris			1			
Sphagnum angustifolium	60	50	25	5	20	15
S. balticum					10	
S. capillifolium	+					
S. fallax			+			
S. flexuosum				+		
S. fuscum		30	60	80	60	60
S. magellanicum	+	5	10	10		3
S. rubellum				2	10	
Aulacomnium palustre						20
Dicranum bonjeanii				+		
Plagiothecium laetum			+			
Pleurozium schreberi			+			
Pohlia nutans			+			
Polytrichum strictum	35—40	15	5	3		
Calypogeia muelleriana			+	+		
Cephalozia bicuspidata			+			
C. pleniceps				+		
Cephaloziella elachista			+			
Chiloscyphus profundus			+			
Mylia anomala				+		
Ptilidium ciliare			+			

Таким образом, изученная часть Кудровского болотного массива представляет собой типичное верховое грядово-мочажинное болото, характерное для данного региона. Несмотря на то что мелиорация несколько нарушает структуру растительного покрова и влияет на флористический состав отдельных его частей, общие закономерности, присущие болотам этого типа сохраняются.

Обследовав значительную часть упомянутой территории, мы не можем согласиться с утверждением А. А. Егорова и Ю. В. Титова (1997), что *Betula nana* является обычным видом верховых сфагновых болот Кудровского и Рамболовского. Нами этот вид не был отмечен для изученной части Кудровского болота.

Для определения точного положения данного болотного массива в системе болотного районирования на внутрипровинциальном уровне, необходимым условием является проведение детальных исследований в его южной части, которая является относительно ненарушенной.

ТАБЛИЦА 3

Видовой состав сообществ мочажин грядово-мочажинных комплексов

Виды	Номер описания					
	20	*19*	*13*	*5*	*9*	*15*
Andromeda polifolia	1	2	r	1	r	r
Chamaedaphne calyculata	1	1	r	r	1	
Oxycocus microcarpus	1					
O. palustris		2	2	2	1	1
Carex limosa	2		r			3
Eriophorum vaginatum	2	2	1	2	r	1
Scheuchzeria palustris		3	3	2	2	3
Sphagnum angustifolium			+			
S. balticum	95	85	100	100	100	+
S. cuspidatum						+
S. magellanicum	5	15				
S. majus						100

Данный болотный массив предполагается использовать в качестве учебного и научного полигона, где студенты могут одновременно изучать естественные закономерности, типичные болотные сообщества и комплексы, а также положительное и отрицательное влияние осушительной мелиорации.

Целесообразно включить южную часть Кудровского болотного массива в состав существующего заказника «Лисинский», для чего необходимо преодолеть ведомственные барьеры и тем самым взять под охрану весь болотный массив, а не только его северо-восточную часть.

Изучение и картирование южной ненарушенной части Кудровского болотного массива было бы полезным для научного обоснования изменения границ существующей ООПТ (особо охраняемой природной территории).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы «Интеграция» СО 183.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С., Мазинг В. В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 183 с.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот северо-запада России и принципы их охраны. Л., 1993. 223 с.

200 лет лесному учебному и опытному делу в Лисинском учебно-опытном лесхозе. СПб., 1997. 356 с.

Егоров А. А., Титов Ю. В. Флора Лисинского учебно-опытного лесхоза. СПб., 1997. 96 с.

Исаченко А. Г. и др. Физико-географическое районирование северо-запада СССР. Л., 1965. 248 с.

Кац Н. Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М., 1948. 320 с.

Кравчинский Д. М. Лисинская казенная лесная дача. 1911. 19 с.

Курбатова Л. Е., Дорошина-Украинская Г. Я., Кузьмина Е. О. Листостебельные мхи Ленинградской области // Биоразнообразие Ленинградской обл. (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные). СПб., 1999. С. 271—302.

Потемкин А. Д., Андреева Е. Н. Печеночники и антоцеротовые Ленинградской области // Биоразнообразие Ленинградской обл. (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные). СПб., 1999. С. 261—270.

Родэ А. А. Материалы к изучению почвенного покрова Лисинского учебного леспромхоза // Природа и учебно-опытное хозяйство Лесотехнической академии. Л., 1931. С. 94—162.

Торфяной фонд РСФСР. Ленинградская обл. М., 1950. 509 с.
Торфяные месторождения. Ленинградская обл. М., 1980.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 256 с.

SUMMARY

A detailed characteristic of the vegetation cover of Kudrovskoye mire (Tosno district of Leningrad region) is given. Geobotanical descriptions, a scheme of stratigraphy of the peat deposits, a fragment of the large-scale map and its legend are presented. Problems of mire geography and a place of Kudrovskoye mire in the classification system are considered. The studied part of the mire had been subjected to an experimental drainage for a long time. It became a protected area in 1976. It is very important to record the vegetation cover condition and directions of natural successions over the time. This problem can be solved by the cartographic method.

УДК 622.342 : 581.525.42 + 581.526.533(571.56) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 11

© В. И. Захарова, Н. С. Карпов, Е. В. Софронова

ВОССТАНОВЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛЕСОТУНДРЫ ПОСЛЕ ГОРНЫХ РАЗРАБОТОК В НИЗОВЬЯХ РЕКИ ЯНЫ (СЕВЕРНАЯ ЯКУТИЯ)

V. I. ZAKHAROVA, N. S. KARPOV, E. V. SOFRONOVA. RECOVERY OF THE FOREST-TUNDRA VEGETATION AFTER GOLD-MINING IN THE LOW YANA RIVER (NORTHERN YAKUTIA)

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
Якутск
Поступила 18.04.2000

Исследована естественная и антропогенная флора и растительность окр. пос. Кулар (низовья р. Яны). На антропогенных ландшафтах, где проведены разработки в течение 30 лет, описаны сообщества *Puccinellia hauptiana, Poa alpigena, Tephroseris palustris,* занимающие обширные площади. В естественных условиях они обычно встречаются фрагментарно в местах термокарста. Также большие площади занимают бекманниево-пушицевые, арктагростисовые луга и заросли хвоща полевого.
Ключевые слова: растительность, флора, лесотундра, сукцессии, Якутия.

Несмотря на небольшую плотность населения, крайне ранимый растительный покров лесотундры испытывает интенсивное воздействие антропогенных факторов — пожаров, добычи полезных ископаемых, движения транспорта и людей, сенокошения, распашки земель, выпаса крупного рогатого скота, оленей, лошадей и т. д. В результате этого происходит сокращение площадей естественных фитоценозов и нарастание антропогенных, под угрозой могут оказаться не только отдельные виды, но и фитоценозы. Все это вызывает большую тревогу и требует тщательного изучения и разработки мероприятий по охране растительного покрова (Андреев, 1972, 1977; Андреев, Перфильева, 1979; Карпов, 1984, 1991; Полежаев, 1984; Матвеева, 1989; Егорова, 1992, и др.).

В 1994—1996 гг. были проведены работы по изучению естественной и антропогенной флоры и растительности в окр. пос. Кулар (Усть-Янский улус).

Цель работы — изучение динамики естественного восстановления растительного покрова нарушенных земель под влиянием горных разработок в подзонах субарктических тундр и притундровых редколесий.

Задача — выявление флоры и растительности естественных и антропогенных сообществ региона, установление закономерностей восстановления растительного покрова в процессе самозарастания.

В районе пос. Кулар и по р. Киэн-Юрях лесная растительность представлена горными притундровыми редколесьями, влагалищно-пушицево-кустарничковыми лиственничными редколесьями свойственными и равнинным территориям подзоны притундровых лесов бассейна р. Яны.

Увалы, на нетронутых горными работами участках, покрыты редколесьями, большей частью в сочетании с горными тундрами. Высотный предел распространения лесотундры у пос. Кулар около 150 м над ур. м. Древостой состоит из *Larix cajanderi* Mayr; сомкнутость крон не превышает 0.1, высота — 4 (8) м, диаметр ствола — 7—8 (15) см. Характерны сухостои, валежники, суховершинность и раздвоенность стволов, их наклон и другие пороки. Подрост до 1.0 м выс. единичный или групповой составляет до 50 % деревьев. По характеру напочвенного покрова редколесья подразделяются на мохово-лишайниковые и лишайниково-моховые.

В районе пос. Кулар преобладают влагалищно-пушицево-кустарничково-лишайниково-моховые лиственничные редколесья. Они занимают склоны разной экспозиции и имеют редко бугорково-кочковый нанорельеф. Закочкаренность 10—15 %, редко до 25 %. Высота кочек, образованных *Eriophorum vaginatum*, 5—20 см, бугорков — 20—30 см. Часто присутствуют небольшие голые пятна грунта. Древостой фаутный и чахлый. Средняя высота от 2.5 до 3—4 (5—8) м. Диаметр ствола 5—8 (12—15) см. Подрост неравномерный, 0.4—1.2 м выс., в количестве 500—2700 экз./га. Подлесок не выражен. Сомкнутость кустарников (*Betula exilis* Sukacz., *Salix pulchra* Cham., *S. glauca* L. и др.) не достигает 0.1, высота 0.3—0.4 м при длине ветвей до 0.8 м, что связано, скорее всего, с неглубоким снеговым покровом. Травяно-кустарничковый ярус образуют *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud. (обилие cop_1, покрытие 15—20 %), *Vaccinium vitis-idaea* L. (sp-cop_1 gr, 7—10), *Eriophorum vaginatum* (cop_1, 10—15) и ряд других трав и кустарничков, представленных менее обильно. Кочки *E. vaginatum* слабо развиты, с обилием ветоши, подавляющей развитие листьев и генеративных побегов. В напочвенном покрове всегда присутствуют лишайники, зеленые и сфагновые мхи, есть и печеночные мхи, но они необильны. Общее покрытие в пределах 60—80 %, в том числе лишайниками 25—50, мхами 35—60 %. Нередко наблюдается перекрытие мхов лишайниками. Соотношение зеленых и сфагновых мхов так же варьирует, как и обилие всех видов. Характерную группу видов составляют *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., *C. laevigata* Rassad., *C. nivalis* (L.) Ach., *Cladina rangiferina* (L.) Web., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr., *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium* (Geh.) Par., *Sphagnum balticum* (Russ.) Russ. ex C. Jens., *S. lenense* H. Lindb. ex Pohle, *S. russowii* Warnst.

Влагалищно-пушицево-кустарничково-мохово-лишайниковые лиственничные редколесья встречаются не часто. Древостой разновозрастный, крайне угнетен, лишь отдельные деревья более или менее нормально развиты. Сомкнутость крон 0.1, высота 4 (8), диаметр 7 (12) см. Есть сухостои и валежники. Подрост групповой, на учетной площади 66 экз. высотой 0.4—1.5 м. Ветки старых деревьев сплошь покрыты слоевищами *Bryoria simplicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw. На основаниях стволов деревьев и сухостоев отмечены эпифитные лишайники *Hepogymnia bitteri* (Lynge) Ahti, *H. physodes* (L.) Nyl. и *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl.

Кустарниковый ярус не выражен. С обилием sol-sp встречаются *Betula exilis*, *Salix pulchra*, *S. glauca*. Их общее проективное покрытие 5 %, высота 35 см. Проективное покрытие кустарничков 20 %, *Eriophorum vaginatum* L. — 10, остальных трав — 2—3 %. Мхи доминируют в западинках и ямках, бугорки почти полностью покрыты лишайниками. Лишайниками покрыто 80 % при густоте 90 и высоте 4—5 см, мхами — 50—55 % площади.

Выше лесотундровой растительности располагается пояс горнотундровой растительности. Преобладают кочкарные влагалищно-пушицево-кустарничково-моховолишайниковые и влагалищно-пушицево-кустарничково-лишайниково-моховые тунд-

ры, т. е. почти те же самые ассоциации, но без древесного яруса. Кроме них встречаются ивово-тощеберезковые (ерниковые) гипоарктокустарничковые щебнистые и щебнисто-пятнистые, полярноивково-точечнодриадовые щебнисто-пятнистые тундры.

Антропогенная растительность

Проблемы естественного зарастания нарушенных экосистем представляют большой научный и практический интерес (Дружинина, 1985; Кузьмина, Корельская, 1985; Капелькина, 1986; Магомедова, 1986; Мартыненко, 1986; Творогов, Неустроева, 1986; Творогов, 1988).

После добычи золота природный ландшафт полностью меняется и представляет собой хаотичное нагромождение отвалов с различным субстратом (каменистые, торфянистые, суглинистые, смешанные каменисто-суглинистые и т. д.), с разным уклоном и высыхающих отстойников с суглинистым грунтом.

Нами описывается растительность только отстойников и мелкоземистых отвалов, так как на щебнистых и каменистых грунтах восстановление идет очень слабо (см. рисунок).

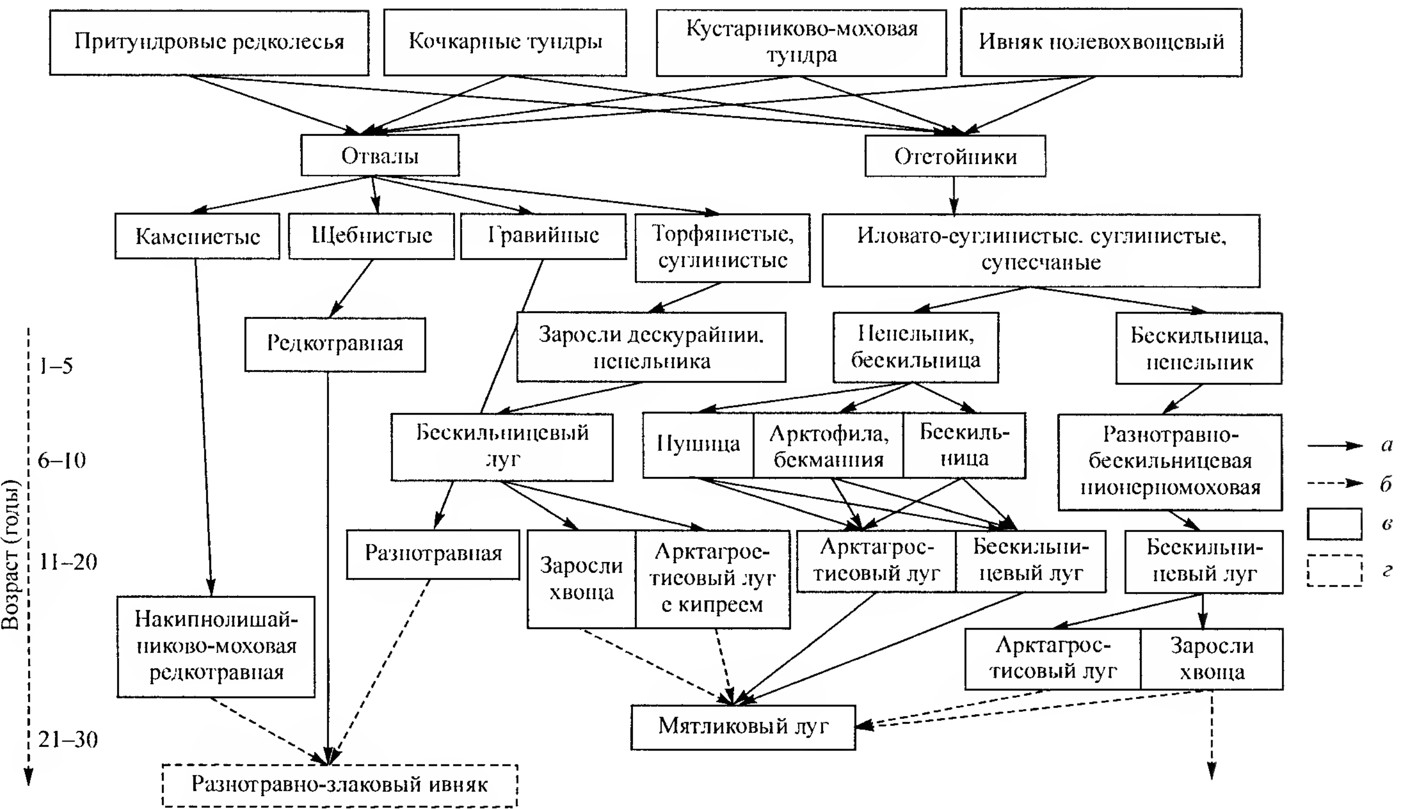
Возраст сообществ сукцессионного ряда определен по маркшейдерским картам. Отстойники в первые годы зарастают *Tephroseris palustris* (L.) Reichenb., который может расти только при очень хорошем увлажнении. Поскольку уровень большинства отстойников выше, чем таковой у рядом протекающих ручьев, то вода часто находит сток и вытекает, тогда на образующемся болоте *Tephroseris palustris* вытесняется *Eriophorum medium* Anderss., *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern. и *Puccinellia hauptiana* V. Krecz. Более сырые участки заселяет *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. Еще большее высыхание приводит к образованию арктагростисовых и бескильницевых лугов, с переходом в дальнейшем в мятликовый луг. На торфянисто-суглинистых отвалах первыми поселяются *Descurainia sophioides* (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz и *Tephroseris palustris*, которые по мере мезофитизации постепенно переходят в бескильницевый, затем в арктагростисовый луг или заросли *Equisetum arvense* L. Далее сукцессия, видимо, пройдет по пути возникновения разнотравно-злакового или хвощевого ивняка. На более пологих склонах возможен мятликовый луг. Щебнисто-каменистые отвалы через накипнолишайниковую или редкотравную стадию перейдут в очень разреженный разнотравный ивняк.

Ниже более подробно дается растительность выявленных фитоценозов.

Заросли пепельника. Сообщества из *Tephroseris palustris* характерны для переувлажненных мелкоземистых отвалов и освобождающихся от воды участков отстойников в первые годы зарастания.

Доминант сообщества — *Tephroseris palustris* — дву, малолетнее растение из сем. астровых является так же, как и другой массовый пионерный вид техногенных ландшафтов — *Descurainia sophioides*, — типичным флюктуационным эксплерентом (Дружинина, 1983). Он обладает огромной семенной продуктивностью и способностью к распространению семян на большие расстояния ветром, поэтому быстро заселяет вновь освобождающиеся грунты, будь то днище отстойника, склон отвала или подножье склона с термокарстом, покрывая вегетативными побегами от 20 до 90 % в первый же год заселения. При сохранении благоприятных для него условий произрастания заросли пепельника сохраняются долго, покрывая иногда до 100 % субстрата и достигая высоты 180—190 см. Нарушение режима постоянного переувлажнения и особенно обсыхание занимаемых пепельником местообитаний дает начало сменам пепельниковых сообществ другими. Характер сукцессий в зависимости от конкретной экологической обстановки может быть различным.

Бекманнево-пушицевый луг. Встречается на влажных, заливаемых весной отстойниках с иловато-суглинистыми почвами 10 и более лет давности, замещая в них пепельниковую группировку. Возможно, в более влажные (чем лето 1994 и 1995 гг.) годы они остаются сырыми, что является более характерным для произрастания



Основные типы коренных фитоценозов и восстановление их растительности после нарушения горными выработками.

Изменения растительности: *а* — установленные, *б* — возможные; растительные ассоциации: *в* — описанные, *г* — предполагаемые.

доминанта группировки *Eriophorum medium*, обильно плодоносящей и покрывающей до 30 % площади отстойника при высоте 50—60 см. Содоминант группировки *Beckmannia syzigachne* достигает высоты 60—70 см и покрытия до 10 %. Единично встречаются *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal, *Arctophila fulva*, *Puccinellia hauptiana*, *Poa alpigena* (Blytt) Lindm., *P. pratensis* L., *Hordeum jubatum* L.

Бескильницевые луга. *Puccinellia hauptiana* заселяет новые субстраты с первого же года и со временем образует густые (покрытие до 95 %), высокие (до 70 см) и почти чистые травостои лишь в оптимальных для своего развития условиях: на легких (супесь, легкий суглинок) средневлажных грунтах. Тяжелые грунты, избыток или недостаток влаги ведут к изреживанию бескильницы, внедрению других видов трав. Как правило, в травостоях присутствуют виды—предшественники, чаще всего *Descurainia sophioides*. Густые травостои с годами захламляются ветошью, изреживаются и вырождаются.

Моховой покров, большей частью возникший на предшествующей бескильнице стадии сукцессии, состоит всегда из пионерных видов *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Funaria hygrometrica* Hedw., *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn.

Арктагростисовые луга. Широко распространены, формируются на местах различных антропогенных сообществ и в большинстве случаев имеют довольно пестрый травостой. Как исключение, в благоприятных и близких к оптимальным для *Arctagrostis arundinacea* условиях он формирует густые, высокие и однородные травостои. Ее высота 0.8—1 м, покрытие 60 %. Лишь небольшую примесь образуют *Puccinellia hauptiana*, *Descurainia sophioides*, *Epilobium davuricum* Fisch. ex Hornem., *Equisetum arvense*, *Eriophorum medium*, *Tephroseris palustris*. Моховой покров не развит.

Наличие подобного травостоя свидетельствует о возможности создания высокопродуктивных сенокосов при рекультивации техногенных земель в районе пос. Кулар.

На ровных участках видовая насыщенность намного меньше, чем на участках с повышениями, понижениями, бороздами, ямами, создающими разные микроусловия, результатом чего является неоднородный состав и пестрота травостоя.

Заросли *Equisetum arvense*. Распространены повсеместно, но занимают ограниченные площади, на старых отвалах и в отстойниках, а также по сухим дорогам, оставляемым гусеничным транспортом и на молодых байджарахах.

Как в естественных, так и на нарушенных местообитаниях группировки хвоща могут быть первичными или могут прийти на смену другим сообществам, т. е. быть промежуточным звеном в ходе сукцессионных смен на месте пепельниковых и пушицевых сообществ, в свою очередь сменяясь иван-чаевыми, арктагростисовыми, бескильницевыми и мятликовыми в зависимости от характера местообитания. Сам хвощ занимает субстраты от суглинков до щебня.

На начальных этапах при благоприятных для хвоща гидротермических условиях он образует густые, часто чистые или с небольшой примесью других видов (в основном, злаки) травостои.

Дальнейшее развитие идет по пути внедрения и распространения злаков или иван-чая и изреживания хвоща. В хвощевниках на месте пушичников в травостое долгое время сохраняется *Eriophorum medium*. В хвощевниках на месте лиственничных редколесий почти сразу начинается восстановление кустарников. На отвалах и в естественных условиях закустаривание начинается в стадии разреженного злаково-полевохвощевого луга приблизительно через 20 и более лет.

Мятликовый луг. Встречен на старом отстойнике 25-летней давности.

Поверхность ровная, сухая. Преобладает *Poa alpigena* с покрытием 30 %. Ему сопутствуют *Arctagrostis arundinacea* (покрытие 10 %), а также *Festuca brachyphylla* Schult. et Schult., *Carex concolor* R. Br., *Eriophorum medium*, *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.

До 50 % поверхности площади покрывают мелкие пионерные зеленые мхи *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils., *Bryum pseudotriquetrum*, *B. teres* и печеночный — *Marchantia polymorpha* L.

Луг сменил пушицевое болото при его обсыхании. Участки последнего сохраняются до сих пор на местах с благоприятным для пушицы режимом увлажнения.

Разнотравно-злаковый ивняк. Крайне редкая антропогенная группировка, встреченная всего однажды на невысоких мелкоземисто-гравийных отвалах 20-летней давности по р. Киэн-Юрях. Ее формированию способствовал комплекс условий, вероятно, близкий к горно-пойменному (достаточное увлажнение при отличном дренаже).

И кустарниковый, и травяной ярусы очень неравномерны. Общее покрытие растениями около 80 %, в том числе мхами — 20; голые пятна гравия занимают 15 %.

Как и в естественных ивняках, в ярусе кустарников 2 подъяруса: 1—2 м выс. *Salix alaxensis* Cov., *S. udensis* Trautv. et C. A. Mey, *S. schwerinii*, *S. bebbiana* и 0.6—0.7 м выс. *Salix glauca*, *S. pulchra*, *S. krylovii*, *S. hastata*, *S. myrtilloides*. Общая сомкнутость ив 0.2. Травостой образуют *Calamagrostis langsdorffii* (cop_1), *Poa alpigena*, *Artemisia tilesii*, *Astragalus schelichovii* ($sp\text{-}cop_1$ gr), *Arctagrostis arundinacea*, *Festuca brachyphylla*, *Poa glauca*, *Equisetum arvense*, *Chamaenerium angustifolium*, *Tripleurospermum tetragonospermum*, *Descurainia sophioides*, *Taraxacum ceratophorum* (sp), *Carex saxatilis* subsp. *laxa*, *C. concolor*, *Gastrolychnis taimyrensis*, *Stellaria dahurica*, *Epilobium davuricum*, *Petasites frigidus* (sol) и *Potentilla stipularis* (un). Из кустарничков с обилием sol встречены *Vaccinium uliginosum* и *Empetrum nigrum*, из лишайников лишь *Peltigera spuria* (Ach.) DC. (sol gr). Мхи представляют *Polytrichum hyperboreum*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum teres* с обилием sp.

Дальнейшее развитие, видимо, повторит сукцессию естественных пойменных ивняков и пойдет по пути разрастания низких ив.

Заключение

Ведущими семействами естественных фитоценозов являются *Poaceae*, *Salicaceae*, *Cyperaceae*, *Brassicaceae*.

Из мохообразных чаще других отмечены *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum hyperboreum*, *Sphagnum balticum* и *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe. Из лишайников с обилием 1—2 преобладают *Cetraria cucullata* и *C. laevigata*, *Cladina rangiferina*, с наименьшим обилием *Peltigera aphthosa*.

Ведущими семействами антропогенных фитоценозов являются *Poaceae*, *Salicaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Ranunculaceae*.

В естественном зарастании техногенных ландшафтов окр. пос. Кулар активными видами являются *Tephroseris palustris*, *Descurainia sophioides*, *Puccinellia hauptiana*, *Arctagrostis arundinacea*, *Equisetum arvense*, *Eriophorum medium*, *Epilobium davuricum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Poa alpigena*, *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Marchantia polymorpha*. В условиях сильного антропогенного воздействия эти виды выходят на первый план, образуя сообщества, занимающие обширные площади. В основном в окр. пос. Кулар доминируют злаковые луга: бескильницевые, мятликовые и арктагростисовые.

Структура надземной части антропогенных сообществ более простая, чем у естественных. Кроме хвощевников, зарастающих слабонарушенные участки, и разнотравного ивняка на гравийных отвалах, в других сообществах отсутствуют древесный кустарниково-кустарничковый ярус и лишайниковый покров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Н. Изучение антропогенных воздействий на растительность Арктики и Субарктики // Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., 1972. С. 43—49.

Андреев В. Н. Роль антропогенных факторов в развитии северных биогеоценозов // Теоретические и прикладные проблемы биологии на Северо-Востоке СССР. Якутск, 1977. С. 17—26.

Андреев В. Н., Перфильева В. И. Воздействие вездеходов на почвенно-растительный покров тундры // Охрана природы Якутии. Якутск, 1979. С. 42—47.

Дружинина О. А. Антропогенная динамика растительного покрова в районах интенсивного освоения Субарктики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 25 с.

Дружинина О. А. Динамика растительности в районах интенсивного освоения Крайнего Севера // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. С. 205—231.

Егорова А. А. Влияние гусеничного транспорта на растительный покров тундровой зоны // Ботанические исследования в криолитозоне. Якутск, 1992. С. 162—169.

Капелькина Л. П. Пионерная растительность и начальное почвообразование на отвалах горнорудных предприятий Кольского полуострова // Биологические проблемы Севера. Тез. докл. XI. Всесоюз. симп. Якутск, 1986. Вып. 2. С. 82—83.

Карпов Н. С. Выпас и делихенизация оленьих пастбищ в субарктической тундре Якутии // Особенности технологии сельскохозяйственного производства на Крайнем Севере. Новосибирск, 1984. Вып. 51. С. 14—18.

Карпов Н. С. Влияние северных оленей на растительность пастбищ субарктических тундр Якутии. Якутск, 1991. 116 с.

Кузьмина Ю. И., Корельская В. М. Естественное формирование растительности на техногенных наносах в условиях Крайнего Севера // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 831—835.

Магомедова М. А. Антропогенная динамика лишайникового покрова на Тюменском Севере // Биологические проблемы Севера. Тез. докл. XI Всесоюз. симп. Якутск, 1986. Вып. 2. С. 84—86.

Мартыненко В. А. Естественное зарастание техногенных участков на Приполярном Урале // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1663—1668.

Матвеева Н. В. Общие тенденции антропогенных изменений растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 426—431.

Полежаев А. Н. Антропогенные изменения растительности на севере Дальнего Востока, меры охраны и возможности рекультивации // Устойчивость растительности к антропогенным факторам и биорекультивация в условиях Севера. Сыктывкар, 1984. Т. 2. С. 42—47.

Творогов В. А. Естественное зарастание нарушенных участков тундры в районе Ямбургского газоконденсатного месторождения (п-ов Тазовский) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1577—1583.

Творогов В. А., Неустроева Е. А. Естественное зарастание нарушенных участков тундры в Западной Сибири // Биологические проблемы Севера. Тез. докл. XI Всесоюз. симп. Якутск, 1986. Вып. 2. 89 с.

SUMMARY

Both the natural and the anthropogenic flora and vegetation of gold-mining dumps were studied in the environs of Kular village (the Low Yana river). In the anthropogenic landscapes, the communities of *Puccinellia hauptiana*, *Poa alpigena*, *Tephroseris palustris* occupying large areas were described. In natural condutions they usually occur by fragments in thermokarst localities. The cotton-grass and the arctagrostis meadows and thickets of the horse-tail cover large areas. Over 30 years of overgrowing, the vegetation of the disturbed habitats has not recovered up to aboriginal communities, and most likely will not do in the nearest decades.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.998(479)

© Ю. Л. Меницкий

КОНСПЕКТ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ *ECHINOPS* (*ASTERACEAE*)

G. L. MENITSKY. SYNOPSIS OF CAUCASIAN SPECIES OF *ECHINOPS* (*ASTERACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 14.05.2001

Работа содержит обзор кавказских видов мордовников (*Echinops* L., *Asteraceae*), проведенный на основе изучения гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и литературных источников по флоре Кавказа и сопредельных территорий.
Ключевые слова: *Asteraceae*, *Echinops*, мордовник, флора Кавказа.

Работа содержит критический обзор кавказских мордовников (*Echinops* L., *Asteraceae*) для Конспекта флоры Кавказа (Меницкий, 1991), проведенный на основании изучения гербарных материалов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), включая сборы последних лет, и основных литературных источников (Boissier, 1875; Ильин, 1934; Гроссгейм, 1949; Мулкиджанян, 1950, 1972; Папава, 1952; Исаев, 1961; Бобров, 1962; Hedge, 1975; Rechinger, 1979; Галушко, 1980; Аревшатян, 1995).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ *ECHINOPS* L.

1. Внутренние листочки обертки полностью сросшиеся в 5-гранную трубку; кисточка составляет около 3/4 высоты корзинки; свободных листочков обертки 15, расположенных в 3 рядах . . . . 1. *E. polygamus* Bunge.
— Внутренние листочки обертки не сросшиеся или лишь частично сросшиеся в цилиндрическую трубку; кисточка всегда значительно короче корзинки; свободных листочков обертки больше, и они располагаются в более чем 3 рядах . . . . 2.
2. Листочки обертки зрелой корзинки сросшиеся частично, соединены отдельными волокнами; наружные листочки покрыты мелкими зубчиковидными шипиками . . . . 2. *E. orientalis* Trautv.
— Листочки обертки совсем не сросшиеся, покрыты длинными ресничками или игловидными бахромчатыми шипиками . . . . 3.
3. Листочки обертки по краю покрыты железками . . . . 4.
— Листочки обертки без железистых волосков . . . . 6.
4. Листочки обертки с игольчатыми щетинками; наружные изнутри с мелкими шипиками и железками; нижние листья с широкими ушками . . . . 9. *E. tournefortii* Trautv.
— Листочки обертки с ресничками и наружные изнутри без шипиков . . . . 5.
5. Листья жесткие, с остроконечиями 3—8 мм дл., зеленые в высушенном состоянии, сверху густожелезистые, снизу беловойлочные; стебли от полностью железистых до беловойлочных сверху и железистых у основания; наружные листочки обертки с длинно оттянутой верхушкой, густожелезистые . . . . 10. *E. sphaerocephalus* L.
— Листья мягкие, с остроконечиями до 1 мм дл., буреющие при сушке, сверху голые или редкожелезистые; наружные листочки обертки треугольно-лопатчатые, редкожелезистые по краю . . . . 11. *E. galaticus* Freyn.
6. Стебель весь или частично войлочно опушенный, до основания без железок . . . . 7.
— Стебель в нижней части с железистыми волосками . . . . 9.
7. Стебель 3—4 мм в диам., листья снизу паутинисто опушенные, сверху почти голые или рыхло паутинистые, без железок, обычно перистые с узкими лировидно-ланцетными или ланцетными долями; цветки синие; головки 3—4 см в диам. . . . . 6. *E. ritro* L.

— Стебель 5—8 мм в диам., головки 5—7 см в диам. . . . . 8.
8. Стебель внизу совершенно голый, ребристый; листья 2-перистые с продолговато-треугольными долями, сверху рыхло паутинистые и железистые, снизу войлочные, по жилкам железистые; наружные чешуи обычно темнобурые . . . . 7. *E. polyacanthos* Iljin.
— Стебель до основания войлочный; листья зубчатые, 1-перистые, с продолговато-треугольными долями, сверху паутинистые, без железок, снизу беловойлочные; наружные чешуи головок бурые . . . . 8. *E. transcaucasicus* Iljin.
9. Листья снизу беловойлочно опушенные . . . . 10.
— Листья снизу без войлочного опушения . . . . 5. *E. viridifolius* Iljin.
10. Нижние листья почти равны или не более чем в 2 раза короче стебля; растение 30—40 см выс. . . . . 4. *E. foliosus* Somm. et Levier.
— Нижние листья значительно короче высокого (60—100 см выс.) стебля . . . . . 3. *E. pungens* Trautv.

Sect. 1. *Oligolepis* Bunge

1. *E. polyganus* Bunge, 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6 : 405; Rech. fil. 1979, Fl. Iran. 139a : 34; Аревшатян, 1995, Фл. Арм. 9 : 218. — *E. grossheimii* Iljin, 1934, в Гроссг. Фл. Кавк. 4 : 160; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк.: 472; Мулк. 1950, Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 8 : 79 (separ.); Исаев, 1961, Фл. Азерб. 8 : 352. — *E. leucographus* auct. non Bunge: Бобр., 1962, Фл. СССР, 27 : 14; Мулк. 1972, в Тахт. и Фед., Фл. Ерев., изд. 2 : 287. — *E. leiopolyceras* auct. non Bornm.: Бобр., 1962, цит. соч.: 14.

Описан из Ирана. Тип: «Inter Esfahan et Tehran, Bunge» (G).

ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан.

Указан для ЮЗ: Ерев., Дар. (Мулкиджанян, 1950 : 80; 1972 : 287; Аревшатян, 1995 : 218). Юго-Зап. (Иран), Ср. Азия.

Sect. 2. *Ritropsis* Greuter et Rech. fil.

2. *E. orientalis* Trautv., 1833, Diss. Echin. Gen.: 22. — *E. armenus* Grossh., 1920, Тр. Тифл. бот. сада, сер. 2, 1 : 36; Ильин, 1934, в Гроссг., Фл. Кавк. 4 : 160; Тахт. и Фед., 1946, Фл. Ерев.: 315; Мулк., 1950, Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 8 : 70 (separ.).

Описан из Восточного Кавказа.

Тип: Derbent, Eichwald (LE!).

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Ю. Караб.

Юго-Зап. (Ирак, Иран), Ср. Азия.

Sect. 3. *Echinops*

3. *E. pungens* Trautv., 1833, Diss. Echin.: 18. — *E. persicus* Stev. et Fisch. ex Fisch., 1812, Cat. Horti Gorenk. 2 : 37, nom. nud.; Boiss., 1875, Fl. Or. 3 : 440. — *E. szowitsii* Fisch. et Mey. ex DC., 1838, Prodr. 6 : 525; Boiss., 1875, l. c.: 426; Ильин, 1934, в Гроссг. Фл. Кавк. 4 : 160; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 472; Мулк., 1950, Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 8 : 53; Исаев, 1961, Фл. Азерб. 8 : 352; Бобр., 1962, Фл. СССР, 27 : 36. — ? *E. conrathii* Freyn, 1895, Bull. Herb. Boiss. 3 : 356, non vidi, sec. Аревшатян, 1995, Фл. Арм. 9 : 223; Ильин, 1934, цит. соч.: 157; Гроссг., 1949, цит. соч.: 471; Мулк., 1950, цит. соч.: 59; Папава, 1952, Фл. Груз. 8 : 425; Бобр., 1962, цит. соч.: 34. — ? *E. raddeanus* Somm. et Levier, 1895, Nuov. Giorn. Bot. Ital. 22 : 90; id. 1990, Тр. Петерб. бот. сада, 16 : 247, non vidi, sec. Мулк., 1950, цит. соч.: 60 et Бобр., 1962, цит. соч.: 33; Ильин, 1934, цит. соч.: 158; Гроссг. 1949, цит. соч.: 471; Папава, 1952, цит. соч.: 426.

Описан из Восточного Закавказья. Тип: «In graminosis prope Helenendorf et ad radicem montis Sarial («Darial»). It. 3. univ. Hohenack[er]» (LE!).

ВП ? («балка Воровская у впадения ее в Терек»); ЦЗ; Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для ЦЗ: Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Караб.; ЮЗ: Ерев. (Мулкиджанян, 1950 : 61; он же, 1972, в Тахтаджян и Федоров: 287; Исаев, 1961 : 352; Аревшатян, 1995 : 223).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

4. *E. foliosus* Somm. et Levier, 1900, Тр. Петерб. бот. сада, 16 : 248.

Описан из Центрального Закавказья. «Georgia, pr. opp. Borschom, VIII 1877, A. et V. Brotherus» (LE!).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Эндемик.

Примечание. Сомнительный вид, очень близкий к *E. pungens*. Прикорневые листья не всегда превышают высоту растения и бывают 3-перисторазделыными.

5. *E. viridifolius* Iljin, 1923, Бот. мат. (Ленинград), 4 : 103.

Описан с Центрального Кавказа. Тип: «Степь. Машук. Тулинов, 1891» (LE!).

ЦК: В. Кум.

Эндемик.

Примечание. Близок к *E. pungens* по признакам листочков обертки, но описан из района, где не встречаются виды этого родства. Мулкиджанян (1950) и Бобров (1962) сближали его с *E. sphaerocephalus*. Сомнительный вид, известный только по типовому экземпляру (см.: Галушко, 1980, 3 : 203).

Возможно *E. conrathii* Freyn и *E. raddeanus* Somm. et Levier (см. синонимику у *E. pungens*), ни одного экземпляра которых мы не видели, представляют собой мало опушенные формы *E. pungens* с зелеными снизу листьями. Сам Ильин (1923 : 103) считал, что *E. conrathii* относится к другой секции (у него 16 листочков обертки, у *E. viridifolius* — 25).

6. *E. ritro* L. 1753, Sp. Pl.: 815. — *E. ruthenicus* Bieb., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 597, sec. Ильин, 1934, в Гроссг. Фл. Кавк. 4 : 158 et Мулк., 1950, Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 8 : 66.

Описан по материалам из Франции и Сибири. Лектотип (Бобров, 1962 : 31): Gmel., 1749, Fl. Sib. 2 : 102, tab. 46.

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЮЗ: Дар., Нах.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш.; СЗЗ: Анап.-Гел. (Мулкиджанян, 1950 : 67; Галушко, 1980 : 203).

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция), Ср. и Центр. Азия.

7. *E. polyacanthus* Iljin, 1923, Бот. мат. (Ленинград), 4 : 102. — *E. pungens* var. *polyacanthus* (Iljin) Hedge, 1975, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 430; id. 1975, Fl. Turk. 5 : 614.

Описан из Турции (б. Кагызманский окр.) Тип: «Инча, 24 августа 1886, W. Massalsky» (LE!).

ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция).

8. *E. transcaucasicus* Iljin, 1923, Бот. мат. (Ленинград), 4 : 104. — *E. iljinii* Mulk., 1950, Тр. Бот. инст. АН. АрмССР, 8 : 49, separ.; descr. ross.; он же, 1957, Бот. мат. (Ленинград), 18 : 291. — *E. sevanensis* Mulk., 1950, цит. соч.: 294. — ? *E. karabachensis* Mulk., 1950, Докл. АН АрмССР, 12, 1 : 27. — *E. pungens* var. *transcaucasicus* (Iljin) Hedge, 1975, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 430; id. 1975, Fl. Turk. 5 : 616.

Описан из Юго-Западного Закавказья. Тип: «Ахалкалаки. Шмидт» (LE!).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан.

Указан для ВЗ: Караб. (Мулкиджанян, 1950 : 51, sub *E. karabachensis* Mulk.); ЮЗЗ: Месх. (Мулкиджанян, 1950 : 57; Папава, 1952 : 429).

Юго-Зап. Азия (Турция).

9. *E. tournefortii* Ledeb. ex Trautv., 1833, Diss. Echin.: 21, fig. 7.

Описан по культивировавшимся в Дерпте образцам, выращенным из семян, собранных на горе Арарат.

Указан для ВЗ: Мург.-Муровд. (Мулкиджанян, 1950 : 69; Аревшатян, 1995 : 220).

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, зап. Иран).

10. *E. sphaerocephalus* L. 1753, Sp. Pl.: 814. — ? *E. cirsiifolius* C. Koch, 1851, Linnaea, 24 : 379, sec. Мулк., 1950, Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 8 : 47 и Бобр., 1962,

Фл. СССР, 27 : 40. — *E. daghestanicus* Iljin, 1934, в Гроссг., Фл. Кавк. 4 : 157; Мулк., 1950, цит. соч.: 45; Исаев, 1961, Фл. Азерб. 8 : 350; Бобр., 1962, цит. соч.: 41; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 3 : 203. — *E. erevanensis* Mulk., 1950, цит. соч.: 43, descr. ross.; Бобр., 1962, цит. соч.: 41, descr. ross.

Описан из Италии.

ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Сулак.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх. (Лаговской); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Севан., Занг., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 203); ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Иорск.-Шек.; ЮЗ: Ерев., Дар. (Мулкиджанян, 1950 : 44; он же, 1972, в Тахтаджян и Федоров : 287; Папава, 1952 : 422); для всех районов Азербайджана (Исаев, 1961 : 350); для всех районов Кавказа (Ильин, 1934 : 157; Бобров, 1962 : 40).

Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция), Ср. Азия.

Примечание. *E. daghestanicus* Iljin отличается от *E. sphaerocephalus* почти голыми (с немногочисленными железистыми волосками) наружными листочками обертки, которые, как и у последнего, длинно оттянуты на верхушке. Встречается совместно с *E. sphaerocephalus*; возможно, заслуживает выделения в качестве внутривидового таксона.

11. *E. galaticus* Freyn, 1895, Bull. Herb. Boiss. 3 : 355; Hedge, 1975, Fl. Turk. 5 : 612. — ? *E. ossicus* C. Koch, 1851, Linnaea, 24 : 380, sensu Mulk. 1950, Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 8 : 39 (non vidi); Папава, 1952, Фл. Груз. 8 : 429; Бобр., 1962, Фл. СССР, 27 : 44. — *E. bannaticus* subsp. *quercifolius* Freyn, 1895, l. c., 3 : 356. — *E. colchicus* Sosn. 1929, Журн. Русск. бот. общ. 14 : 87; Sosn. ex Кем.-Нат., 1928, Вестн. Муз. Груз., nom. nud.; Колак., 1949, Фл. Абх. 4 : 256; он же, 1982, там же, изд. 2, 2 : 55; Мулк., 1950, цит. соч.: 37; Папава, 1952, цит. соч.: 422; А. Дмитр., 1960, Опред. раст. Аджж.: 272; она же, 1990; там же, изд. 2, 2 : 45; Бобр., 1962, цит. соч.: 43; Гагнидзе и Кем.-Нат. 1985, Бот. геогр. и фл. Рача-Лечх.: 66. — *E. bannaticus* auct. non Rochel.: Boiss., 1875, Fl. Or. 3 : 438. — *E. sphaerocephalus* auct. non L.: Ильин, 1934, в Гроссг. Фл. Кавк. 4 : 157.

Описан из Турции. Тип: (Amasya): «in campibus ad occidentem montis Akdagh, 9 IX 1892, Manissadjian, n 669» (LD).

ВП: Тер.-Сулак. (пойма р. Аксай бл. с. Аксай); ЗК: Адаг.-Пшиш. (Хадыженск); СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ; Карт.-Ю. Ос.

Указан для ВП: В. Ставр.; ЗК (Галушко, 1980 : 203); ЦЗ; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ (Гроссгейм, 1949 : 471).

Юго-Зап. Азия (вост. Турция).

Благодарности

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49790).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аревшатян И. Г. Род *Echinops*, Мордовник // Флора Армении. Koelz Scientific Books. 1995. Т. 9. С. 216—226.

Бобров Е. Г. Род Мордовник — *Echinops* L. // Флора СССР. М.; Л., 1962. С. 2—53.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 3. 327 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Ильин М. М. Род *Echinops* L. // Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, Баку, 1934. Т. 4. С. 156—161.

Исаев Я. М. *Echinops* L. — Мордовник // Флора Азербайджана. Баку, 1961. Т. 8. С. 348—353.

Мулкиджанян Я. И. Род *Echinops* и его кавказские представители // Тр. Ботанического ин-та АН АрмССР. 1950. Т. 8. С. 5—92.

Мулкиджанян Я. И. Echinops L. — Мордовник // Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана. Л., 1972. Изд. 2. С. 286—287.
Папава В. Echinops L. // Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 8. С. 420—430.
Boissier E. Flora Orientalis. Genevae et Basileae, 1875. Vol. 3. 1033 p.
Hedge I. C. Echinops L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1975. Vol. 5. P. 609—622.
Rechinger K. H. Echinops // Flora Iranica. Graz, 1979. Lfg. 139a. S. 3—84.

SUMMARY

The paper contains a critical review of the Caucasian species of *Echinops* (*Asteraceae*) with a key for their determination, based on the collections of the Komarov Botanical Institute Herbarium (LE), including recent collections, as well as the main literature sources. 11 species in the Caucasus are ascertained. Full synonymy, type citation and distribution range are given for each species.

УДК 582.542.1 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 11

© И. Б. Кучеров

НОВЫЙ ВИД *POA* (*POACEAE*) С ЗАПАДНЫХ ПРЕДГОРИЙ СЕВЕРНОГО УРАЛА

I. B. KUCHEROV. NEW SPECIES OF *POA* (*POACEAE*) FROM WESTERN FOOTHILLS OF NORTHERN URALS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 14.05.2001

Приводится описание нового вида *Poa lavrenkoi*, найденного в 2000 г. в западных предгорьях Северного Урала (Печоро-Илычский биосферный заповедник).
Ключевые слова: *Poa lavrenkoi*, предгорья Северного Урала, Печоро-Илычский заповедник.

В ходе полевых флористико-геоботанических исследований в Печоро-Илычском биосферном заповеднике в 2000 г. автором был обнаружен новый вид *Poa* L. (*Poaceae*), описание которого дается ниже:

Poa lavrenkoi I. Kuczerov, sp. nov. — Planta perennis 18—30 cm alt., laxe caespitosa. Innovationes intravaginales, basi incrassatae, vaginis persistentibus foliorum emortuorum tectae. Folia innovationum 1—2 mm lt., glaucescentia, paulum sulcata vel conduplicata, ligulis 0.5—0.6 mm lg., truncatis, glabris; folia caulina caulium floriferorum ligulis ad 0.8 mm lg., vaginis 3—4 (12) mm lg., ad 4/5 (iidem caulium robustissimorum tantum ad 1/4) a basi connatis. Panicula elliptica, in parte inferiore laxa, nodo inferno ramulis 2—4 habenti. Paniculae rami toti glabri. Spiculae 2.5—3.5 mm lg., 2—3-florae. Glumae inaequales (inferna 1.8—2.2 mm lg., Superna 1.5 mm lg.), pagina adaxiali nuda. Spiculae axis tantum trichomatibus minutissimis. Lemmata 1.8—2.2 mm lg., carina subtus ad 2/3 et nervis lateralibus ad 1/2 dense pilosis, inter nervos glabra vel in triente inferiore (ad carinam et nervos laterales) sparse pubescentia, callo cum fasciculo pilorum flexuosorum, lemmate duplo-triplo breviorum. Paleae lemmatibus aequilongae, carina trichomatibus solitariis vel glabra. Antherae 1—1.8 mm lg.

Typus. Rossia europaea borealis, praemontia occidentalia Urali Borealis, in cursu superiore fl. Peczora (Reservatum Peczora-Ilyczense), ad ripam fl. Peczora, 0.4 km infra ostium fl. Bolschoi Schizhim, in declivio fluminis plantis sparse tecto, solitarie, 27 VI 2000, fl., I. Kuczerov, A. Bezgodov (LE).

Affinitas. Ab affini *Poa alpina* L. lemmatibus callo cum fasciculo pilorum flexuosorum, tantum juxta nervos pubescentibus vel totis grabris, palearum carina in parte

inferiore glabra, spiculis floribus paucioribus, paniculae ramulis glabris, innovationum foliis angustioribus, paulum sulcatis vel conduplicatis, foliorum caulinorum ligulis brevissimis facile differt.

Specimen examinatum (paratypus). Praemontia occidentalia Urali Borealis, in cursu superiore fl. Peczora (Reservatum Peczora-Ilyczense), pratum breviherbosum in solo calcareo ad ostium fl. Bolschoi Schizhim, solitarie, 28 VI 2000, fl., I. Kuczerov, A. Bezgodov (SYKO).

Species nostra in honorem A. N. Lavrenkoi, Montium Uralensium Borealium generis *Poa* investigatoris, nominata est.

Многолетнее растение 18—30 см выс., образующее рыхлую дерновину. Побеги интравагинальные, в основании утолщенные за счет сохраняющихся влагалищ отмерших листьев. Листья вегетативных побегов 1—2 мм шир., сизоватые, от слабо желобчатых до вдоль сложенных, с язычками 0.5—0.6 мм дл., обрубленными, голыми. Стеблевые листья генеративных побегов с влагалищами 3—4 (12) мм дл., от основания замкнутыми на 4/5 длины (у наиболее мощных побегов лишь на 1/4), с язычками до 0.8 мм дл. Метелка эллиптическая, в нижней части рыхлая, с 2—4 веточками в нижнем узле. Веточки метелки совершенно гладкие. Колоски 2.5—3.5 мм дл., 2—3-цветковые. Колосковые чешуи неравные (нижняя 1.8—2.2, верхняя 1.5 мм дл.), с внутренней стороны голые. Ось колоска лишь с мельчайшими шипиками. Нижние цветковые чешуи 1.8—2.2 мм дл., снизу по килю густо опушенные на 2/3, по боковым жилкам на 1/2 дл., между жилками голые либо с разреженным опушением в нижней трети близ киля и жилок, на каллусе с пучком извилистых волосков, достигающим 1/3—1/2 дл. чешуи. Верхние цветковые чешуи равные нижним, по килям с единичными шипиками, почти гладкие. Пыльники 1—1.8 мм дл.

Тип. Север Европейской России, предгорья Северного Урала, верховья р. Печоры (Печоро-Илычский заповедник), зарастающий береговой склон р. Печоры в 0.4 км ниже устья р. Большой Шижим; единично; 27 VI 2000; цв.; И. Кучеров, А. Безгодов (LE).

Родство. От *Poa alpina* L. отличается наличием пучка волосков на каллусе, нижними цветковыми чешуями, опушенными только вдоль жилок или голыми, отсутствием волосков в нижней части килей верхних цветковых чешуй, меньшим числом цветков в колосках, гладкими веточками метелки, более узкими, слабо желобчатыми либо вдоль сложенными листьями вегетативных побегов, кратчайшими язычками стеблевых листьев.

Изученный образец (паратип). Предгорья Северного Урала, верховья р. Печоры (Печоро-Илычский заповедник), вторичный низкотравный луг на выходах известняков близ устья р. Большой Шижим; единично; 28 VI 2000; цв.; И. Кучеров, А. Безгодов (SYKO).

Вид назван в память А. Н. Лавренко, исследователя рода *Poa* на Северном Урале.

По типу ветвления побегов мы относим вышеописанный вид к секции *Alpinae* (Hegetschw. ex Nym.) Soreng (Цвелев, 2000). Однако наличие пучка длинных извилистых волосков на каллусе нижних цветковых чешуй и совершенно гладкие веточки метелки сближают его с видами из секц. *Oreinos* Aschers. et Graebn. (с экстравагинальными побегами), особенно с центральноевропейским монтанным *Poa laxa* Haenke, в меньшей степени с горносредиземноморскими *P. minor* Gaudin и *P. pirinica* Stoj. (последние, кроме того, с кратчайшими язычками листьев, но все листья узкие, вдоль сложенные). При этом маловероятно, чтобы *P. lavrenkoi* возник в плейстоцене путем межсекционной гибридизации *Alpinae* × *Oreinos*. Представители секц. *Oreinos* отсутствуют как на Урале и в Предуралье, так и на мелах Среднерусской возвышенности. Для межсекционного гибрида из Скандинавии *P.* ×*jemtlandica* (Almq.) K. Richt. (*P. alpina* × *P. flexuosa* Sm.; последний близок к *P. laxa* (Edmondson, 1980)). Характерно укорочение волосков каллуса по типу *P. alpina* при интравагинально-экстравагинальном (смешанном) типе ветвления побегов, чего в нашем случае не наблюдается. Найденный вид представляется более морфологически обособленным, с устоявшимся комплексом признаков, и, вероятно, более древним. Не исклю-

чено его произрастание на данной территории с дочетвертичного времени, поскольку западные предгорья Северного Урала, видимо, не подвергались покровным оледенениям плейстоцена (Горчаковский, 1963; Палеогеография..., 1982; Гричук, 1989).

Благодарности

Автор признателен А. Г. Безгодову (ООО «НИПИНефть») за сотрудничество при полевых исследованиях, администрации Печоро-Илычского заповедника за помощь и поддержку при организации полевых работ, Н. Н. Цвелёву, Б. А. Юрцеву, Т. Г. Полозовой и А. Н. Сенникову (БИН РАН) за ценные консультации при описании таксона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горчаковский П. Л. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1963. Вып. 4. С. 285—375.

Гричук В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М., 1989. 183 с.

Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М., 1982. 156 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Edmondston J. R. Poa L. // Flora Europaea. Cambrigde, London, N. Y., 1980. Vol. 5. P. 159—167.

SUMMARY

Poa lavrenkoi I. Kucherov, a new species of *Poa* L., sect. *Alpinae* (Hegetschw. ex Nym.) Soreng (*Poaceae*) found in 2000 in the western foothills of the Northern Urals (Pechora-Ilych Biospheric Reserve) is described. The probable affinity of the species is analyzed.

УДК 582.992.2(470 + 5-011) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 11

© М. Э. Оганесян

ОБЗОР СЕКЦИЙ *SYMPHYANDRIFORMES* И *CORDIFOLIAE* ПОДРОДА *CAMPANULA* (*CAMPANULA, CAMPANULACEAE*)

M. E. OGANESIAN. REVIEW OF THE SECTIONS *SYMPHYANDRIFORMES* AND *CORDIFOLIAE* OF THE SUBGENUS *CAMPANULA* (*CAMPANULA, CAMPANULACEAE*)

Институт ботаники НАН Республики Армения
375063 Ереван, Армения, e-mail: botany@freenet.am

Поступила 03.02.2000

Проведена ревизия секций *Symphyandriformes* и *Cordifoliae* рода *Campanula* в полном объеме. Дан оригинальный расширенный ключ для определения таксонов, входящих в него.

Ключевые слова: *Campanula* sect. *Symphyandriformes*, sect. *Cordifoliae*, систематика, Кавказ, Западная Азия.

Состав рода *Symphyandra* A. DC., а также секции *Symphyandriformes* рода *Campanula* L., по-разному понимался различными авторами (Фомин, 1903—1907; Харадзе, 1949; Федоров, 1957; Rechinger, Schiman-Czeika, 1965; Fedorov, Kovanda, 1976; Харадзе, 1976; Сердюкова, 1976, 1977; Damboldt, 1979; Колаковский, Сердюкова, 1980; Колаковский, 1988, 1991, 1995). Мною проведена ревизия секции в полном объеме с использованием комплекса морфологических признаков. В результате, вслед

за А. А. Колаковским и Л. Б. Сердюковой (1980), в состав секции включены все малоазиатско-кавказские представители рода *Symphyandra*, за исключением монотипной секц. *Petrocodonia* Fed., перенесенной в род *Campanula* в качестве секц. *Petrocodonia* (Fed.) Ogan. (Oganesian, 1995). Вопрос о самостоятельности рода *Symphyandra* s. str. остается открытым до изучения типового вида *S. cretica* A. DC. и других средиземноморских видов. Отдельно взятому признаку срастания пыльников в трубку значения не придается, так как он, благодаря особенностям развития цветков в сем. *Campanulaceae* Juss., легко и независимо возникает в различных группах (многие виды секц. *Symphyandriformes, Campanula odontosepala* Boiss., *C. lezgina* (Alexeenko) Kolak. et Serdjukova), из-за чего эти виды включались в род *Symphyandra*. В секц. *Symphyandriformes* включены также некоторые виды из подсекций *Latilimbus* Fed., *Trigonophyllon* Fed. и секц. *Rupestres* (Boiss.) Charadze (Oganesian, 1995; Оганесян, 1996).

Также различно трактовался состав близких секций *Symphyandriformes* и *Cordifoliae* (Fomin) Charadze (Фомин, 1903—1907; Харадзе, 1949; Федоров, 1957; Rechinger, Schiman-Czeika, 1965; Харадзе, 1976; Damboldt, 1979; Колаковский, 1991). После обособления последней группы Фоминым (1903—1907), последующими авторами (Федоров, 1957; Харадзе 1976) из нее были выделены группы *Latilimbus* и *Trigonophyllon* (в последнюю вошел ряд новых видов, описанных в этот период А. А. Колаковским, а также виды, в настоящее время относимые мной (Oganesian, 1995; Оганесян, 1996) к *Symphyandriformes* (ряд *Antiquae* Kolak. ex Charadze). Использование названия *Elatae* Boiss. (Rechinger, Schiman-Czeika, 1965; Damboldt, 1976, 1979) неудачно, так как в понимании *E. Boissier* (1875) эта группа очень гетерогенна. Мое понимание секц. *Cordifoliae* (Oganesian, 1995, Оганесян, 1996) ближе всего к Фомину (1903—1907) и Харадзе (1949), но с исключением ряда *Antiquae* Kolak. ex Charadze. В *Cordifoliae* я также включаю вид *Campanula sclerophylla* (Kolak.) Czer. (=*Mzymtella sclerophylla* Kolak.). Внутри секции по ареалу, жизненной форме и экотопологии выделяется вид *C. sclerotricha* Boiss. и требует дальнейшего изучения.

Секции *Cordifoliae* и *Symphyandriformes* несомненно очень близки, о чем свидетельствует спорное положение многих видов. Здесь наиболее интересен *C. collina* Sims subsp. *fondervisii* (Albov) Ogan. с примитивной жизненной формой и типом соцветия. Его следовало бы относить к *Symphyandriformes*, если бы не было непосредственных переходов к продвинутым по этим признакам subsp. *sphaerocarpa* (Kolak.) Ogan. и subsp. *collina*. Я рассматриваю секц. *Cordifoliae* как результат прогрессивного развития группы североколхидских, в первую очередь абхазских, видов секции *Symphyandriformes*.

Основные различия между секциями приводятся ниже в описаниях секций и в ключе. Ни один из этих признаков не является абсолютным, и использовать их можно только в комплексе.

К сожалению, из-за недоступности материала не удалось изучить ряд недавно описанных видов, очень близких к *C. betulifolia* C. Koch и известных только по типам: *C. troegerae* Damboldt, *C. choruhensis* Kit Tan et Sorger, *C. seraglio* Kit Tan et Sorger. Данные о них — исключительно литературные (Damboldt, 1976, 1979; Kit Tan, 1982; Kit Tan, Sorger, 1984; Davis, Mill, Kit Tan, 1988).

Все остальные данные основаны на материале гербариев BAK (частично), ERE, LE, LENUD, MW, SUCH, TBI, TGM, W (частично).

Так как полная синонимика, типы и распространение кавказских таксонов опубликованы (Oganesian, 1995), в настоящей работе эти данные указываются только для некавказских видов (секция *Symphyandriformes*). Для остальных таксонов приводятся только местообитания, хромосомные числа и примечания. В единичных случаях, когда это необходимо для понимания примечаний, сохранены указания некоторых синонимов и типов.

Числа хромосом приводятся по следующим сводкам: «Хромосомные числа цветковых растений» (1969), «Index...» (1973, 1977, 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 1994, 1996), «Числа хромосом...» (1990).

Campanula L. 1753, Sp. Pl. 1 : 163; idem, 1753, Gen. Pl. ed. 5 : 77, s. l.

Subgenus *Campanula*

Sect. 1. *Symphyandriformes* (Fomin) Char., 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 15 : 17. — Ser. *Symphyandriformes* Fomin, 1905, Fl. Cauc. Crit. 4, 6 : 73. — Subsect. *Symphyandriformes* (Fomin) Fed., 1957, Фл. СССР, 24 : 238. — Subsect. *Trigonophyllon* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 465, p. p., excl. typ. — Sect. *Rupestres* (Boiss.) Char., 1949, l. c.: 24, p. min. p., excl. typ. — Sect. *Rupestres* (Boiss.) Char. subsect. *Rupestres* Char., 1976, l. c.: 51, p. min. p., excl. typ. — Gen. *Symphyandra* A. DC. 1830, Monogr. Camp.: 365, p. p., excl. typ.

Поликарпики или монокарпики (*C. armena*) с многоглстними каудексами, покрытыми остатками листовых черешков. Цветоносы центральные или боковые, крепкие или слабые, разветвленные. Соцветия метелковидные или щитковидные (редко кистевидные), с длинными цветоножками, много- или малоцветковые. Цветки прямые или склоненные. Пыльники полностью сросшиеся в трубку или только в молодых цветках соединенные. Зубцы чашечки обычно отстоящие от венчика, с расширенной нижней частью, переходящей в отогнутые придатки различных размеров и формы. Коробочки прямые или склоненные, вскрывающиеся аксикорновыми щелями у основания, конусовидные, полушаровидные или обратнояйцевидные, с плоской или сильно выпуклой цветоложной частью. Розеточные и нижние стеблевые листья длинночерешковые; пластинки железисто-зубчатые (обычно с загнутыми вперед зубцами), яйцевидные или треугольные, с сердцевидным или сердцевидно-клиновидным основанием, или же пластинки пальчато-раздельные (*C. zangezura*). 2n = 34, 32 (*C. ossetica*).

Тип: *C. kolenatiana* C. A. Mey. ex Rupr.

17 видов. Армено-атропатено-кавказская секция.

1. *C. pendula* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 154. — *C. transcaucasica* (Somm. et Levier) Kolak. et Serdjukova, 1980, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 36 : 46. — *C. antiqua* (Kolak.) Kolak. et Serdjukova, 1980, in Kolak., Фл. Абх. 1 : 130.

На известняковых скалах. От нижнегорного до субальпийского пояса, 400—2200 м над ур. м.

2n = 34.

На фоне общей очень сильной изменчивости *C. pendula* по всем признакам можно выделить тенденцию к увеличению размеров растения и увеличению количества цветков на Западном Кавказе и, особенно, в Западном Закавказье, что легко объясняется условиями теплого и влажного климата. Также наблюдается тенденция к удлинению зубцов чашечки в популяциях с востока на запад. В Дагестане зубцы чашечки короче венчика в среднем в 3 раза, а в Западном Закавказье достигают 1/2—5/6 дл. венчика. Максимальное выражение эта тенденция получает в 2 крайних западных популяциях — в ущельях рек Мзымта и Юпшара (последняя выделена в качестве *C. antiqua*). Густота опушения растения (основной диагностический признак *C. transcaucasica*) очень сильно варьирует по всему ареалу и даже в типовом местонахождении *C. transcaucasica*, хотя в общем в Северной Колхиде растения действительно опушены сильнее. Учитывая сильную изменчивость *C. pendula*, я считаю, что популяция из Северной Колхиды (*C. transcaucasica*) не заслуживает таксономического выделения. Что касается диагностического признака *C. antiqua* (сильно разрастающихся зубцов чашечки), то он в популяциях из ущелий рек Мзымта и Юпшара действительно постоянен. Однако для периферических изолированных популяций некоторые отклонения естественны, к тому же они укладываются в пределы сильного варьирования *C. pendula*. Такими же разрастающимися и распростертыми при плоде зубцами чашечки отличается *C. lazica*.

2. *C. lazica* (Boiss. et Bal.) Char., 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 18. — *Symphyandra lazica* Boiss. et Bal., 1875, in Boiss., Fl. Or. 3 : 888.

Описан из Сев.-Вост. Анатолии.

Тип: «Ad parietes rupium, speculumcas Ponti Lazici infra Khabachkar (Khabakhar) 1600 m, Balansa» (G, photo!).

Сев.-Вост. Анатолия (окр. Ризе). Известен по 2—3 экземплярам.

На скалах среднего горного пояса, 1200—1800 м над ур. м.

Очень близок к *C. pendula*, но особенно к его североколхидским формам, отличается от них только отсутствием придатков чашечки. Недостаток материала не позволяет изучить этот вид подробнее.

3. *C. ossetica* Bieb., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 145.

На известняковых скалах. От нижнегорного до субальпийского пояса, 700—2100 м над ур. м.

2n = 34, 32. (Ефремов, 1998).

4. *C. raddeana* Trautv., 1867, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 10 : 395. — *C. kemulariae* Fomin 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 3 : 289.

На известняковых (бассейн р. Квирила) и вулканических (Месхетия) скалах. В нижнем и среднем горных поясах.

2n = 34.

Описанный из окр. Чиатури в Западной Грузии *C. kemulariae* (holo. TBI!, iso. TBI!, LE!) отличается в основном более крупными размерами и общим мезоморфным обликом, что объясняется климатическими условиями Западной Грузии. По диагнозу отличается также желтыми (а не оранжево-красными, как у *C. raddeana*) пыльниками, что невозможно проверить в гербарии. Для выделения вида различия слишком незначительны.

Из Турции *C. raddeana* неизвестен, однако очень вероятно его нахождение в ущелье р. Кура в пограничных с Месхетией районах.

5. *C. kolenatiana* C. A. Mey. ex Rupr., 1867, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 216. — *C. achverdovii* Char., 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 18.

На скалах. От нижнегорного до субальпийского пояса, 800—2200 м над ур. м.

Описанный из Дагестана (holo. TBI!, iso. TBI!, LE!) *C. achverdovii* является ксероморфной (низкорослой, ветвистой от основания, мелколистной и мелкоцветковой) формой *C. kolenatiana*.

В гербарии LE в 1989 г. мной определены как *C. kolenatiana* 2 экземпляра: «Сев. Кавказ. Бассейн р. Уруна. Передовой хр. Чилик-скала, С-З склон. На скалах 2200 м над ур. м. 21 VIII 1945. В. Грубов и Л. Иванина»; «Сев. Кавказ. Бассейн р. Лабы, п. Азиатский. Ю-Ю-З склон г. Белено. Сосновый лес. 3 VIII 1945. Е. Матвеева». Скорее всего, здесь произошла путаница с этикетками (оба листа собраны одной и той же экспедицией). Если же нет, то эти местонахождения чрезвычайно интересны.

6. *C. armena* Stev., 1812, Mém. Soc. Nat. Moscou, 3 : 256. — *C. daralaghezica* (Grossh.) Kolak. et Serdjukova, 1980, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 36 : 46.

На скалах. От предгорного до альпийского пояса, 700—3600 м над ур. м.

2n = 34.

Интересно изолированное местонахождение: «Карсская обл., Ардаганский округ. Развалины Шейтан-Кала около Зурзуны. 28 VII 1913. А. Флоренский» (LE!, TBI!) в непосредственной близости от ареала *C. raddeana*.

К виду *C. daralaghezica*, даже если выделять его, можно отнести кроме типа (LE!) только паратипы (LE!) и топотипы (ERE!). Очевидно, это только одна популяция в окр. с. Алаяз Ехегнадзорского р-на Армении, выделяющаяся лишь более густой кистью. Все остальные диагностические признаки *C. daralaghezica* укладываются в пределы изменчивости типичной *C. armena*.

7. *C. zangezura* (Lipsky) Kolak. et Serdjukova, 1980, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 36 : 46.

На скалах и осыпях. От среднегорного до альпийского пояса, 1600—3200 м над ур. м.

8. *C. bayerniana* Rupr., 1867, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 188.

На вулканических и известняковых скалах. От нижнегорного до альпийского пояса, 1300—3000 м над ур. м.

9. *C. betulifolia* C. Koch, 1850, Linnaea, 23 : 635. — *C. denticulata* Boiss. et Huet, 1856, in Boiss., Diagn. Pl. Or. ser. 2(3) : 107. — *C. betulifolia* C. Koch var. *exappendiculata* Albov, 1893, Acta Horti Petropol. 13 : 116. — *C. finitima* Fomin, 1905, Вестн. Тифл. бот. сада, 1 : 15. — *Symphyandra finitima* (Fomin) Fomin, 1907, Fl. Cauc. Crit. 4, 6 : 151.

Описан из Сев.-Вост. Анатолии.

Тип: «Im Tschabantsthale auf Porphyr, 5500—6000'hoch», C. Koch (B, погиб?).

Сев.-Вост. Анатолия.

В трещинах вулканических и известняковых скал. От предгорного до среднегорного пояса, 250—2300 м над ур. м.

Хотя А. В. Фомин (1903—1907) и Ан. А. Федоров (1957) указывают, что тип *C. finitima* находится в гербарии TBI, там есть только топотип — сбор Koenig 1906 г. из locus classicus, определенный Фоминым. Единственный известный мне экземпляр, соответствующий цитированному Фоминым, находится в гербарии ERE: «Prov. Kars, distr. Olty. Prope statio milit. Tamrut, in rupium fissuris, 13 VII 1903, E. Koenig», ERE 746! По-видимому, это и есть голотип *C. finitima.*

10. *C. troegerae* Damboldt, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 35 : 47, tab. 2a—b.

Описан из Сев.-Вост. Анатолии.

Тип: «Turkey A8 Çoruh : Jusufeli (rock crevices near waterfall) 610 m, 7 VI 1962, Guichard, TUR/122/62» (E).

Сев.-Вост. Анатолия (Jusufeli). Известен только по типу.

В трещинах скал. В предгорном поясе, 610 м над ур. м.

Судя по описанию, рисунку и местонахождению он должен быть отнесен к синонимам *C. betulifolia*, однако материала по этому виду (типа) я не видела.

11. *C. choruhensis* Kit Tan et Sorger, 1982, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 40 : 333, tab. 1.

Описан из Сев.-Вост. Анатолии.

Тип: «Turkey A8 Erzerum: çoruh gorge, Çamlikaya to Karakarmiç, in crevices of near vertical shaded rock, 1800 m, 17 VII 1981, Kit Tan 883» (E).

Сев.-Вост. Анатолия (ущ. р. Чорох: между Чамликая и Каракармиш, между Демиркенд и Саликой).

В трещинах скал. В среднем горном поясе, 1800—2500 м над ур. м.

Судя по описанию, рисунку и местонахождениям он должен быть отнесен к синонимам *C. betulifolia*, однако материала по *C. choruhensis* (голотипа и паратипа) я не видела.

12. *C. seraglio* Kit Tan et Sorger, 1984, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 41 : 528, tab. 2A—B.

Описан из Сев.-Вост. Анатолии.

Тип: «Turkey A8 Çoruh: 9 km above Sarigöl, SE of main Kaçkar peak, in rock crevices at valley bottom, 1600 m, 19.VII.1982, F. Sorger et Buchner 82 - 83 - 2» (E, iso. Hb. F. Sorger).

Сев.-Вост. Анатолия. Известен только из типового местонахождения.

В трещинах скал. В среднем горном поясе, 1600 м над ур. м.

Так же как и оба предыдущих вида, по-видимому, конспецифичен с *C. betulifolia*, однако материала по *C. seraglio* я не видела.

13. *C. andina* Rupr., 1867, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 189.

На скалах, преимущественно изестняковых. В среднегорном и субальпийском поясах, 1300—2400 м над ур. м.

14. *C. engurensis* Char., 1938, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1 : 7.

На влажных тенистых известняковых скалах. В нижнем горном поясе, 500—800 м над ур. м.

15. *C. calcarata* Somm. et Levier, 1895, Nuov. Giorn. Bot. Ital. : 96.

На изестняковых скалах. В нижнем и среднем горных поясах, 1300—1700 м над ур. м.

16. *C. suanetica* Rupr., 1867, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 11 : 190.

На влажных скалах. В нижнем и среднем горных поясах, 500—1500 м над ур. м.

17. *C. autraniana* Albov, 1894, Bull. Herb. Boiss. 2 : 115.

На изестняковых скалах. В среднегорном и субальпийском поясах, 1000—2100 м над ур. м.

2n = 34.

Sect. 2. *Cordifoliae* (Fomin) Char., 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 21. — Ser. *Cordifoliae* Fomin, 1904, Fl. Cauc. Crit. 4, 6 : 32. — Subsect. *Cordifoliae* (Fomin) Fed., 1957, Фл. СССР, 24 : 213. — Subsect. *Latilimbus* Fed., 1957, l. c. : 464. — Sect. *Latilimbus* (Fed.) Char. subsect. *Latilimbus* Charadze, 1976, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 32 : 42. — Sect. *Latilimbus* (Fed.) Damboldt, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 35, 1 : 41, comb. superfl. — Subsect. *Trigonophyllon* Fed., 1957, l. c.: 465, ser. *Dzyschricae* Fed. l. c.: 233, diagn. ross. — Sect. *Latilimbus* (Fed.) Char. subsect. *Trigonophyllon* Fed. ser. *Dzyschricae* Fed. ex Charadze, 1976, l. c.: 50. — Subsect. *Elatae* (Boiss.) Rech. fil. et Schiman-Czeika, 1965, Fl. Iran. 13 : 33. — Subsect. *Elatae* (Boiss.) Damboldt, 1976, l. c.: 41, comb. superfl. — Gen. *Mzymtella* Kolak. 1981, Сообщ. АН ГрузССР, 103, 1 : 150.

Корневищные или каудексовые (*C. collina* subsp. *fondervisii*, *C. jadvigae*) поликарпики или корневищные монокарпики (*C. sclerotricha*). Цветоносы восходящие из боковых почек вегетативной розетки, редко центральные (*C. alliariifolia*). Соцветия кистевидные, односторонние, редко щитковидные (*C. collina* subsp. *fondervisii*). Цветки обычно склоненные. Пыльники не сросшиеся. Зубцы чашечки не отстоящие от венчика; придатки различной формы, реже отсутствуют (*C. sclerophylla, C. jadvigae, C. collina* subsp. *collina*). Коробочки склоненные (прямая у *C. sclerophylla*), вскрывающиеся аксикорновыми щелями у основания, грушевидные, обратнояйцевидные или полушаровидные. Розеточные листья длинночерешковые; пластинки треугольные, продолговато-треугольные или яйцевидные, с неравно-сердцевидным, неравно-клиновидным, неравно-сердцевидно-клиновидным или почковидным основанием, 2n = 34, 48 (*C. collina* subsp. *sphaerocarpa*), 68 (*C. collina* subsp. *collina*).

Тип: *C. alliariifolia* Willd.

9 видов. Общекавказская секция с иррадиацией в восточную часть Древнего Средиземноморья.

1. *C. alliariifolia* Willd., 1797, Sp. Pl. 1 : 910.

Кавказ, Сев. Анатолия.

2n = 34.

1a. *C. alliariifolia* subsp. *alliariifolia*.

На скалах и каменистых местах, часто известняковых, изредка на субальпийских лугах. От предгорного до субальпийского пояса, (0) 100—2600 м над ур. м.

2n = 34.

Очень сильно варьирующий по размерам стеблей, (10)40—70(100) см, степени опушенности и окраске цветков (белые, розоватые или желтоватые) подвид.

1b. *C. alliariifolia* subsp. *letschchumensis* (Kem.-Nath.) Ogan., 1995, Candollea, 50 : 286. — *C. letschchumensis* Kem.-Nath., 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 10.

На известняковых скалах. В нижнем и среднем горных поясах, 400—1800 м над ур. м.

Только один из процитированных в протологе синтипов (TBI!) имеет дату сбора, соответствующую протологу. Он и избран (Oganesian, 1995) в качестве

лектотипа. Остальные процитированные экземпляры помечены другими числами, хотя, скорее всего, это просто путаница с этикетками.

Для этого подвида характерны высокие, (50)100—150(200) см, толстые стебли, сильное опушение всего растения, войлочное опушение стеблей и нижних частей листьев, розовые или розово-фиолетовые цветки. Эта популяция из Рача-Лечхуми выделяется среди мезофильного облика, бело- и желтоцветковых форм *C. alliariifolia*, характерных для Западной Грузии, и имеет определенный ареал, явно связанный с известняками.

2. *C. dolomitica* E. Busch, 1930, Тр. Бот. муз. АН СССР, 22 : 215.

На субальпийских лугах, в высокотравье, изредка на каменистых местах. В субальпийском поясе, 2000—2600 м над ур. м.

Хотя этот таксон обладает определенным ареалом и отличной от *C. alliariifolia* экологией, существуют переходные формы между *C. dolomitica* и *C. alliariifolia*. Возможно, лучше рассматривать *C. dolomitica* в качестве подвида *C. alliariifolia*. Требуются исследования в природе.

3. *C. sclerotricha* Boiss., 1849, Diagn. Pl. Or. ser. 1, 2 : 66.

В тенистых местах, по берегам рек, на затененных скалах. В среднем горном поясе.

2n = 34.

4. *C. sarmatica* Ker Gawl., 1817, Bot. Reg.: tab. 237. — *C. betonicaefolia* Biehler 1807, Pl. nov. herb. Spreng. 14, N 26; Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 153, non Sibth. et Sm. 1806.

Описан по культивированным растениям без указания происхождения семян (вероятно, Центральный Кавказ). Тип: Ker Gawl., 1817, Bot. Reg.: tab. 237!

2n = 34.

Ker Gawler в первоописании не указал происхождения семян, из которых были выращены растения. Однако он ссылается на M. Bieberstein (1808) и публикует свое название как прямую замену названия *C. betonicaefolia*. Bieberstein в свою очередь ссылается на Biehler (1807), а как распространение указывает: «in Caucasi subalpini saxosis. Circa acidulam Narzana frequens». Если автором вида *C. betonicaefolia* является Biehler, то тип может находиться в гербарии Müller-Sprengel (B), если не был в свое время продан (Stafleu et Cowan, 1985). Biehler цитирует как тип «E Cuban Redowsky», в то время как Редовский, как указывает Федоров (1957 : 229), на Кавказе никогда не был. Описание Biehler также содержит странности, и нет полной уверенности в том, что *C. betonicaefolia* Biehler идентичен *C. betonicaefolia* sensu Bieb. Ни одного экземпляра этого вида, определенного Биберштейном, я не видела. До выяснения всех этих вопросов типом вида надо считать прекрасный рисунок Ker Gawler. При этом, независимо от того, кто является автором вида, место, откуда он описан, неизвестно.

4a. *C. sarmatica* subsp. *sarmatica*.

На скалах, моренах, щебнях, преимущественно известняковых, редко на субальпийских лугах, остепненных лугах, лесных опушках. От нижнегорного до субальпийского пояса, 1200—2600 м над ур. м.

C. sarmatica subsp. *sarmatica* — наиболее изменчивый по всем признакам подвид. Растения обычно слабо опушенные или почти голые (трубка чашечки всегда опушенная). Коробочка обратнояйцевидная. Стебли 10—60(100) см выс. Количество цветков, длина цветоножек и ветвление кисти сильно варьируют. Венчик 2—4 см дл.

4b. *C. sarmatica* subsp. *woronowii* (Char.) Ogan., 1995, Candollea, 50 : 287.

На изестняковых скалах, осыпях, щебнях. В среднегорном и субальпийском поясах.

Если на Восточном Кавказе *C. sarmatica* представлена, главным образом, крупными, толстостебельными, сильно опушенными растениями, то, начиная с Централь-

ного Кавказа, к западу вид начинает приобретать все более мезофильный облик: растения уменьшаются в размерах, часто становятся голыми (однако опушение трубки чашечки остается типичным), кисть становится малоцветковой. На крайнем западе ареала — массиве Фишт-Оштен — эта тенденция достигает максимума (типичный subsp. *woronowii*). Указанные признаки на всем протяжении изменяются клинально; кроме того, повсюду встречаются типичные экземпляры. *C. sarmatica* subsp. *woronowii* не заслуживал бы таксономического выделения, если бы плавный переход не нарушался вклинившимся subsp. *ramosissima*, наиболее морфологически четко выраженным подвидом с определенным ареалом. С юга subsp. *woronowii* также граничит с резко отличным от него subsp. *calcarea*.

Для subsp. *woronowii* характерны слабое опушение или почти полное его отсутствие, стебли (3)10—40 см выс., короткая малоцветковая кисть, часто длинные цветоножки, венчик 3—4 см дл., узкояйцевидная коробочка.

4c. *C. sarmatica* subsp. *ramosissima* (Somm. et Levier) Ogan., 1995, Candollea, 50 : 287.

На скалах, осыпях, часто известняковых. В нижнем и среднем горных поясах, 800—1500 м над ур. м.

Наиболее четко выраженный подвид как по характерному ареалу, так и по морфологическим признакам. Отличается сероватым коротким равномерным опушением всего растения, причем трубка чашечки опушена лишь немного сильнее ее зубцов. Стебли (10)20—30(50) см выс., сильно ветвистые от основания. Соцветие многоцветковое, цветоножки длинные, олиственные. Придатки чашечки короткие, иногда почти незаметные. Венчик 1.5—2.5 см дл., голый или слабо пушистый, коробочка грушевидная. Корневище густо покрытое остатками листовых черешков.

4d. *C. sarmatica* subsp. *calcarea* (Albov) Ogan., 1995, Candollea, 50 : 287.

На известняковых скалах, осыпях, щебнях. В среднегорном и субальпийском поясах, (500)800—2300 м над ур. м.

Отличается толстыми (1—1.5 см в диам. в основании) и высокими (50—150 см) стеблями. Цветки в очень многоцветковой кисти, почти сидячие, часто по 3 в пазухе листа. Растения очень сильно опушенные, особенно трубка чашечки (опушена очень длинными белыми щетинками). Коробочка почти шаровидная. Венчик 3—4 см дл. Растения с подобными признаками часто попадаются и в Дагестане, однако абхазская популяция довольно однородна и очень сильно отличается от географически ближайшего, мезофильного облика subsp. *woronowii*.

5. *C. sclerophylla* (Kolak.) Czer. I., 1995, Vasc. Pl. Russ. Adj. Stat.: 155. — *C. sclerophylla* (Kolak.) Ogan. XI. 1995, Candollea, 50 : 287, comb. superfl. — *Mzymtella sclerophylla* Kolak., 1981, Сообщ. АН ГрузССР, 103, 1 : 151.

На известняковых скалах. Предположительно в среднем горном поясе.

Очень редкий вид, известный только из типового местонахождения. Очень близок к *C. sarmatica* subsp. *woronowii* и к *C. dzyschrica*. Нуждается в дополнительном изучении.

6. *C. dzyschrica* Kolak., 1951, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 16 : 57.

В трещинах известняковых скал. В альпийском поясе, 1800—2400 м над ур. м.

7. *C. jadvigae* Kolak., 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15 : 22.

В трещинах известняковых скал. В альпийском поясе, 2300 м над ур. м.

Известен только по типу. Изотип, хранившийся в гербарии SUCH, очевидно, погиб при пожаре. Типовой экземпляр, скорее всего, представляет собой слабо опушенную форму *C. dzyschrica*, однако по единственному образцу я не решаюсь делать выводы. Требуется изучение вида в природе.

8. *C. kolakovskyi* Char., 1947, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 13 : 108.

В трещинах известняковых скал. В нижнем горном поясе, до 900 м над ур. м.

Известен только из ущелий рек Геги и Юпшара, причем экземпляр из ущелья Юпшара (SUCH) погиб при пожаре, как и изотип. Вид, очень близкий к *C. dzyschrica*. Требуется исследование его в природе.

9. *C. collina* Sims, 1806, Curtis's Bot. Mag.: 24: tab. 927. — *C. collina* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. I.: 152.
2n = 48, 68.

9a. *C. collina* subsp. *collina*.

На альпийских и субальпийских лугах, в горной степи, субальпийских лесах, зарослях *Rhododendron*, в различных каменистых местообитаниях, известняковых и неизвестняковых, от среднегорного до альпийского пояса, (1300)1500—3300 м над ур. м.
2n = 68.

На Большом Кавказе и в Колхиде *C. collina* варьирует очень сильно, на Малом Кавказе — значительно меньше. В частности, на Большом Кавказе распространены формы как без придатков чашечки, так и с мелкими зубчиковидными придатками. На Малом Кавказе и в Анатолии — растения без придатков чашечки и, в основном, меньших размеров.

У subsp. *collina* трубка чашечки коническая, коробочка грушевидная, с суженным основанием. Придатки чашечки в виде небольших зубчиков или отсутствуют. Зубцы чашечки крючковидно внутрь не загнутые. Корневища ползучие, розетки листьев не сближены и не образуют «подушек». Розеточные листья яйцевидные, продолговато-яйцевидные или продолговато-треугольные. Нижние стеблевые листья по форме и величине не сравнимые с розеточными. Соцветие — немногоцветковая односторонняя кисть.

9b. *C. collina* subsp. *sphaerocarpa* (Kolak.) Ogan., 1995, Candollea, 50 : 288. — *C. sphaerocarpa* Kolak., 1947, Сообщ. АН ГрузССР, 8, 4 : 238. — *C. collina* var. *abchazica* auct.: Fomin, 1904, Fl. Cauc. Crit. 4, 6 : 44 non Albov, 1894, Bull. Herb. Boiss. 2 : 118.

На альпийских и субальпийских лугах, у верхней границы леса, на различных петрофитных местообитаниях. Субстрат всегда известняковый. От среднегорного до альпийского пояса, (700)1500—3200 м над ур. м.
2n = 48.

Этот подвид приурочен к известняковым массивам Северной Колхиды. Единственным надежным отличительным признаком от типового подвида являются ширококоническая, часто с округлым основанием, трубка чашечки и шаровидная коробочка. Зубцы чашечки при основании часто расширенные и на верхушке несколько крючковидно внутрь загнутые. Все остальные признаки варьируют очень сильно и беспорядочно.

Первой формой, описанной из области распространения subsp. *sphaerocarpa*, является *C. collina* var. *abchazica* Albov, однако Albov (1894, l. c.) не выделял наиболее характерный признак subsp. *sphaerocarpa* — трубку чашечки. Типа var. *abchazica* Albov («In Abchasia ad rupes calcareas jugi Bzybici» (in valle Heczignara prope montem Czipshira), alt. 1900—1950 m. Flor. Sept. et Octobr. N. Alboff, 1892, 1893) я не видела. Var. *abchazica* Fomin не соответствует var. *abchazica* Albov., так как экземпляр, цитированный Фоминым (1904, l. c.), сам Albov (1894, l. c.) не выделяет как var. *abchazica* и в протологе не цитирует. Var. *abchazica* Fomin соответствует cubsp. *sphaerocarpa*, так как Фомин выделял как диагностический признак «tubo calycino basi rotundato». Во избежание возможной путаницы базионимом для подвида избран не var. *abchazica* Fomin, а *C. sphaerocarpa* Kolak.

9c. *C. collina* subsp. *fondervisii* (Albov) Ogan., 1995, Candollea, 50 : 289.

На известняковых скалах. В субальпийском и альпийском поясах, 1600—2000 м над ур. м.

Хотя по всем признакам существуют переходы от subsp. *fondervisii* к обоим предыдущим подвидам, типичные формы subsp. *fondervisii* действительно сильно отличаются и имеют совершенно определенный ареал, связанный с известняковыми массивами Мегрелии и Рача-Лечхуми, имеющими оригинальную флору.

Каудексы у subsp. *fondervisii* сильно разветвленные, с многочисленными, сильно сближенными розетками яйцевидных или широкояйцевидных листьев, обычно образующие плотные дернины. Цветоносы крепкие, сильно облиственные, нижние стеблевые листья по форме и величине сравнимы с розеточными. Соцветие обычно щитковидное. Трубка чашечки ширококоническая, коробочка шаровидная. Придатки чашечки от коротких до нитевидно оттянутых, превышающих ее трубку, голые или по краям реснитчатые. По признакам жизненной формы это наиболее примитивный подвид.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТАКСОНОВ СЕКЦИЙ *CORDIFOLIAE* И *SYMPHYANDRIFORMES*

1. Каудексовые растения с центральными или (и) боковыми цветоносами; соцветия метелковидные, щитковидные или реже кистевидные, с длинными цветоножками; придатки чашечки обычно отстоящие от венчика, пыльники часто сросшиеся . . . . 2. (Sect. *Symphyandriformes*).

— Корневищные растения с боковыми, редко центральными цветоносами; соцветия (односторонне)-кистевидные, редко щитковидные; придатки чашечки не отстоящие от венчика; пыльники не сросшиеся (если растения с каудексами, образующими «подушки», то розеточные листья длинночерешковые, яйцевидные или широкояйцевидные, острые, с сердцевидным или клиновидным основанием; нижние стеблевые сравнимые по величине с розеточными, черешковые; верхние уменьшенные, ланцетные, сидячие, цветоносы немногоцветковые, щитковидные или 1—2-цветковые, (5)10—20 см выс., трубка чашечки черноватая, широко- или округло-коническая, венчик голый, 15—25 мм дл.) . . . . 18. (Sect. *Cordifoliae*).

2. Розеточные и нижние стеблевые листья пальчато (многократно)-раздельные, с острыми крупнопильчатыми долями и клиновидным основанием, с пластинкой 1—6 см в диам. и черешком, равным 2—3 длинам пластинки; средние стеблевые 5-лопастные, уменьшенные, суженные, короткочерешковые; верхние — 3-лопастные или ланцетные, почти сидячие. Венчик 15 мм дл., пурпурно-розовый, широко раскрытый, почти колесовидный, разделенный на лопасти до 1/2, снаружи голый, изнутри и по жилкам длинноволосистый. Пыльники сросшиеся. Столбик длиннее венчика и выставляющийся из него. Стебли 4—10 см выс., тонкие, прямые или наклоненные, простые или слабо ветвящиеся почти под прямым углом. Цветки в рыхлом метелковидном малоцветковом соцветии, на 1-цветковых веточках, иногда одиночные, прямые или склоненные. Чашечка более или менее равномерно опушенная; трубка конусовидная, 3 × 3 мм; зубцы линейно-ланцетные, достигающие 1/2 длины венчика, придатки короткие, острые, отвернутые, крючковидно загнутые. Коробочка поникающая, узкоконическая, 7—10 мм дл. . . . . 1—7. *C. zangezura* (Lipsky) Kolak. et Serdjukova

— Листья цельные, яйцевидные или треугольные, по краю зубчатые (городчатые). Венчик колокольчатый . . . . 3.

3. Розеточные и стеблевые листья мало отличающиеся по форме и величине; розеточные и нижние стеблевые яйцевидные, островатые или туповатые, в основании неравно-округло-клиновидные (сердцевидно-клиновидные), по краю 2—3-зубчато-железистые, с черешком, равным 1—3 длинам пластинки; средние стеблевые яйцевидно-клиновидные, с черешком, примерно равным пластинке; верхние яйцевидно-клиновидные, короткочерешковые. Соцветие более или менее кистевидное; цветки в пазухах нормальных стеблевых листьев. Пыльники сросшиеся. Все растение более или менее равномерно мягко серовато опушенное. Стебли повисающие, извилистые. Венчик пушистый, узкоколокольчатый. Зубцы чашечки крупные, треугольные . . . . 4.

— Розеточные и нижние стеблевые листья, с одной стороны, средние и верхние стеблевые, с другой — более или менее отличающиеся по форме и величине; розеточные с четко сердцевидным основанием, длинночерешковые. Соцветие щитковидное или метелковидное; цветоножки длинные. Пыльники сросшиеся или нет . . . . 5.

4. Соцветие узкокистевидное, 3—5-многоцветковое, почти от основания стебля; цветки по 1 или нескольку в пазухах стеблевых листьев, на коротких толстых цветоножках, прямые. Венчик белый или желтоватый, пушистый, по краям лопастей бородатый, 25—40 мм дл., разделенный на лопасти до 1/3. Чашечка обычно опушенная гуще и длиннее, чем все растение; трубка ширококоническая, 5 × 7 мм; зубцы равные 1/3—2/3 длины венчика, прямые, по краям часто зубчатые; придатки узколанцетные, отогнутые, равные 1/4—1 длины трубки. Коробочка более или менее прямая, обратнояйцевидная, грушевидная или полушаровидная, с округлым или оттянутым основанием, 8—10 × 10—12 мм; зубцы при плоде прямые или распростертые. Стебли не тонкие и не слабые, (5)10—50(70) см дл. Розеточные и нижние стеблевые листья с пластинкой (1)3—6(8) × (1.5)5—12(18) см, с черешком, равным 1—3 длинам пластинки. Все растение мягко, серовато, пушисто или шерстисто опушенное . . . . 1—1. *C. pendula* Bieb.

— Соцветие кистевидное (метелковидное), 1 или немногоцветковое, с середины стебля; цветки по 1 в пазухах листьев, на длинных цветоножках, прямые. Венчик беловато-красный, пушистый, 25—30 мм дл., разделенный на лопасти до 1/4. Зубцы чашечки достигающие 1/3—1/2 длины венчика, распростертые; придатков нет. Коробочка неизвестна. Стебли более или менее тонкие, слабые, 20—40 см выс. Розеточные и нижние стеблевые листья с пластинкой 2—4 × 4—8 см, с черешком, равным 1—2 длинам пластинки . . . . 1—2. *C. lazica* (Boiss. et Bal.) Char.

5. Стебли более или менее прямые, толстые, крепкие, часто красноватые, разветвленные, сильно олиственные. Соцветие метелковидное, многоцветковое. Пыльники сросшиеся или нет . . . . 6.

— Стебли восходящие или повисающие, тонкие, обычно слабые (если более или менее крепкие, то невысокие), более или менее слабо олиственные. Соцветие щитковидное, немногоцветковое. Пыльники хотя бы частично не сросшиеся . . . . 9.

6. Зубцы и придатки чашечки более или менее равномерно коротко опушенные, как и все растение. Пыльники сросшиеся. Монокарпик. Стебли (12)20—50(80) см выс. от середины или с 1/3 метельчато разветвленные под углом в 45—60°, голые. Листья более или менее опушенные; розеточные и нижние стеблевые яйцевидные, с сердцевидным или почковидным основанием, 2—3-крупнозубчато-мелкожелезистые, с пластинкой (1)3(6) × (1.5)4—7(10) см, и черешком, равным 3—5 длинам пластинки; средние и верхние стеблевые уменьшенные, сердцевидно- или клиновидно-яйцевидные, почти сидячие. Цветки в рыхлом метелковидном многоцветковом соцветии, прямые. Чашечка более или менее равномерно коротко опушенная; трубка ширококоническая, 2—5 мм в диам.; зубцы из округлого основания оттянутые, иногда зубчатые, сильно отстоящие от венчика; придатки отвернутые, от очень коротких до равных трубке чашечки. Венчик белый или голубой, пушистый, колокольчатый, до 1/3 разделенный на лопасти, со слабо выраженной перетяжкой, 20—25(35) мм дл. Столбик не выставляющийся. Коробочка округло-конусовидная, поникающая, 5—7 мм дл.; зубцы при плодах распростертые . . . . 1—6. *C. armena* Stev.

— Зубцы и придатки чашечки по краям покрытые оттопыренными ресничками или щетинками. Пыльники хотя бы частично не сросшиеся . . . . 7.

7. Листья и стебли более или менее равномерно опушенные слегка курчавыми шершавыми волосками. Венчик ширококолокольчатый, до 1/3 разделенный на лопасти, 25—40 мм дл., голый, но краям лопастей бородатый, темно-фиолетовый. Зубцы и придатки чашечки по краям с длинными белыми щетинками, с поверхности чаще голые, реже щетинистые (только по жилкам или по всей поверхности), часто красноватые; зубцы из расширенного округлого основания остро треугольно оттянутые, равные 1/3 (1/2) длины венчика; расширенные основания зубцов переходят в треугольно-ланцетные отвернутые придатки, равные по длине трубке чашечки или чуть ее превышающие; трубка коническая, 3 мм дл. и 4 мм шир., голая или щетинистая (только по жилкам или по всей поверхности), часто красноватая. Розеточные и нижние стеблевые листья по краю (1)2(3)-городчато-железистые (зубчато-щетинистые) и щетинистые, яйцевидные или широкояйцевидные, с туповатой верхушкой, 1.5—6 × 1—4 см, в основании слабо сердцевидно-клиновидные или округло-клиновидные, оттянутые в длинный, равный 2—4 длинам пластинки, в верхней части крылатый и обычно зубчатый (иногда даже с длинными дольками) черешок; средние стеблевые яйцевидные, тупые, клиновидно оттянутые в черешок, примерно равный пластинке; верхние уменьшенные, ланцетные или яйцевидно-клиновидные, короткочерешковые или сидячие. Стебли 10—50 см выс., почти от основания метелковидно ветвящиеся под углом в 60°С. Соцветие многоцветковое, метелковидное, цветоножки длинные, цветки более или менее склоненные. Коробочка поникающая, конусовидно-грушевидная, 5—8 × 5—8 мм; зубцы при плоде более или менее прямые . . . . 1—5. *C. kolenatiana* C. A. Mey. ex Rupr.

— Более или менее голые растения. Венчик колокольчатый. Зубцы чашечки треугольные, по краям с оттопыренными ресничками, как и придатки. Листья голые, кожистые, блестящие, с выдающимися жилками на нижней стороне . . . . 8.

8. Растения с ползучими укореняющимися побегами. Зубцы чашечки равные 1/3—1/2 длины венчика, треугольные, в основании расширенные и переходящие в отогнутые придатки точно такой же формы и величины, как и зубцы, значительно превышающие трубку чашечки и полностью скрывающие ее; трубка конусовидная, 2 × 2 мм, голая. Стебли 10—50 см выс., почти от основания или чаще с середины метельчато разветвленные под углом в 45° и меньше. Розеточные и нижние стеблевые листья 1—2.5 × 1—3 см, яйцевидные, округло- или продолговато-яйцевидные, остроконечные, 2-крупнозубчато-железистые, иногда почти лопастные, в основании глубоко сердцевидные, на равных 3—7 длинам пластинки, тонких, в верхней части часто зубчатых черешках; средние стеблевые сходные с нижними, короткочерешковые; верхние — ланцетные, сидячие. Соцветие метелковидное, многоцветковое; цветоножки длинные; цветки прямые или склоненные. Венчик фиолетовый, 15—20 мм дл., колокольчатый, до 1/3 разделенный на лопасти, голый, по краям лопастей бородатый. Столбик выставляющийся. Коробочка склоненная, конусовидно-грушевидная, 6—7 мм шир., 5—7 мм дл.; зубцы при плоде прямые, придатки выпуклые . . . . 1—4. *C. raddeana* Trautv.

— Растения без ползучих укореняющихся побегов. Зубцы чашечки крупные, равные 2/3—3/4 длины венчика, прямые, треугольные, иногда по краям зубчатые, полностью соединенные основаниями и отстающие от венчика; придатки мелкие, узкие, от зубчиковидных, равных 1/4 длины трубки, до оттянутых и немного превышающих ее; трубка коническая, 3—4 × 3—4 мм, голая или по жилкам реснитчатая. Стебли 10—840 см выс., почти от основания метельчато ветвящиеся. Листья иногда по краям и жилкам реснитчатые; розеточные и нижние стеблевые 1.5—4 × 2.5—8 см, треугольные,

острые, 2—3-железисто-зубчатые, с крючковидными, вперед загнутыми зубцами, в основании сердцевидные; черешки равные 1—3 длинам пластинки, слегка крылатые, в верхней части зубчатые; средние стеблевые яйцевидно-клиновидные, короткочерешковые, верхние — ланцетные, сидячие. Соцветие метельковидное, 10—многоцветковое; цветоножки длинные; цветки прямые. Венчик сиреневый, 25—35 мм дл., трубчато-узкоколокольчатый, до 1/3 разделенный на лопасти, голый, по краям лопастей волосистый. Коробочка прямая, грушевидно-коническая, 7—10 × 7—15 мм; зубцы при плоде прямые . . . . 1—3. *C. ossetica* Bieb.

9. Стебли восходящие, более или менее тонкие, но не слабые . . . . 10.

— Стебли слабые, повисающие или лежачие . . . . 15.

10. Трубка чашечки коническая или узкоконическая, без резкой границы с зубцами; зубцы узкотреугольно- или треугольно-ланцетные, часто с более или менее широкими выемками между ними, достигающие 1/5—1/3 длины венчика и переходящие в мелкие, зубчиковидные (иногда почти незаметные, иногда слегка оттянутые) придатки; вся чашечка всегда равномерно шерстистая. Все растение, включая венчик, более или менее густо, равномерно шерстистое или пушистое. Листья густо серовато шерстистые, с нижней стороны иногда войлочные (реже почти голые, кожистые, с четко выделяющимся жилкованием на нижней стороне); розеточные и нижние стеблевые округлые или широкояйцевидные (яйцевидные), с глубоко сердцевидно-почковидным, сердцевидным или сердцевидно-клиновидным основанием, туповатые, 0.7—1.5 × 0.7—2 см, по краю железисто-зубчатые (городчатые), с черешком, равным 1—4 длинам пластинки; средние стеблевые широкояйцевидные, тупые, сердцевидно-клиновидные, с черешком, примерно равным пластинке; верхние узкояйцевидно-клиновидные, почти цельнокрайные, короткочерешковые или сидячие. Стебли, восходящие из боковых почек центральной розетки, тонкие, не крепкие, красноватые, (2)5—15(20) см выс., более или менее щитковидно ветвящиеся в верхней части. Цветков 1—7 в более или менее щитковидном соцветии, прямых или склоненных. Венчик сиреневый, 10—20 мм дл., узкоколокольчатый, до 1/3 разделенный на лопасти, пушистый, по краям лопастей бородатый (иногда почти голый). Столбик не выставляющийся. Коробочка поникающая, округло-узкоконическая, с выпуклой цветоложной частью и «клювиком» (основанием столбика), 3—4 мм выс., 2—3 мм шир.; зубцы при плоде прямые . . . . 1—13. *C. andina* Rupr.

— Трубка чашечки ширококоническая, черноватая, с резкой границей с зелеными зубцами; зубцы треугольные или треугольно-ланцетные, острые, отстоящие от венчика и переходящие в придатки различной длины . . . . 11.

11. Венчик сиренево-голубой, колокольчатый, 15 мм дл., до 1/3 надрезанный на доли, голый. Столбик не выставляющийся. Чашечка голая; трубка ширококоническая, 1—2 мм дл. и 2—4 мм шир.; зубцы зеленые, треугольные, острые, достигающие 1/4—1/3 длины венчика; придатки короткие, тонкие, зубчиковидные, достигающие 1/4 длины трубки или нитевидно оттянутые, достигающие 2 длин трубки. Соцветие 10—15-цветковое, более или менее щитковидное или кистевидное; цветки склоненные, реже прямые. Коробочка склоненная, ширококоническая, с округлой цветоложной частью; зубцы при плоде прямые. Более или менее коротко опушенное растение. Стебли многочисленные, восходящие из боковых почек вегетативной розетки, крепкие, около 20 см выс., с половины более или менее щитковидно разветвленные. Листья более или менее равномерно коротко опушенные или почти голые; розеточные яйцевидные, 1—2 × 2—3 см, с неравно-сердцевидно-клиновидным основанием, более или менее заостренные, по краю 2-железисто-острогородчатые или 2-железисто-зубчатые, со слегка завороченным на нижнюю сторону краем; с черешком, равным 2—5 длинам пластинки; стеблевые яйцевидно-клиновидные, нижние с черешком, примерно равным пластинке (черешок иногда зубчатый); верхние — ланцетные, короткочерешковые или сидячие . . . . 1—15. *C. calcarata* Somm. et Levier.

— Венчик белый или розовый, ширококолокольчатый, (15)20—30(35) мм дл., надрезанный на доли до 1/4—2/3, пушистый или голый, по краям лопастей бородатый. Столбик выставляющийся или нет. Чашечка серовато курчаво прижато густоопушенная или почти голая и тогда только по краям зубцов и придатков коротко жестко опушенная; трубка ширококоническая, 3 мм выс., 6—8 мм шир.; зубцы узко- или широкотреугольно-ланцетные, достигающие 1/3 длины венчика, по краям иногда с 2—3 зубчиками; сильно отстоящие от венчика и переходящие в придатки; придатки от незаметных, почти отсутствующих до зубчиковидных или оттянутых и равных или слегка ее превышающих. Цветков 1—12 в щитковидном соцветии или терминальных, прямых. Коробочка прямая, ширококоническая, 4—6 мм выс., зубцы при плоде более или менее распростертые. Почти голое или серовато курчаво прижато опушенное, или жестко коротко опушенное растение. Стебли многочисленные, восходящие, извилистые, стелющиеся или прямые, (6)10—25(35) см выс., простые или в верхней части щитковидно разветвленные. Листья толстые, кожистые, опушенные или почти голые; розеточные и нижние стеблевые 1.5—3 × 2—6 см, эллиптические, с округлой или реже острой верхушкой, в основании сердцевидно-клиновидные, округло-клиновидные или оттянутые в слегка крылатый черешок, равный 1—2 длинам пластинки; по краю 2-железисто-зубчатые (острогородчатые), слегка волнистые; средние стеблевые эллиптические или яйцевидные, оттянутые в короткий крылатый черешок; верхние ланцетные или широколанцетные, более или менее сидячие . . . . 12.

12. Столбик не выставляющийся . . . . 13.

— Столбик выставляющийся . . . . 14.

13. Венчик надрезанный на доли до 1/4—1/3, белый или розовый. Придатки чашечки от незаметных, почти отсутствующих до равных трубке или превышающих ее. Цветков 1—12, терминальных или в щитковидном соцветии. Стебли (6)10—25(35) см выс. . . . . 1—9. *C. betulifolia* C. Koch.

— Венчик надрезанный на доли до 1/3, белый. Чашечка без придатков. Цветок 1, терминальный. Стебель 7—10 см выс. . . . . 1—11. *C. choruhensis* Kit Tan et Sorger.

14. Венчик надрезанный на доли до 1/2, белый. Придатки чашечки превышающие ее трубку. Цветков 1—3, терминальных и пазушных. Стебли 35—40 см выс. . . . . 1—12. *C. seraglio* Kit Tan et Sorger.

— Венчик надрезанный на доли до 2/3, белый или бледно-розовый. Придатки чашечки превышающие ее трубку. Цветков 1—3, терминальных и пазушных. Стебли 12—17 см выс. . . . . 1—10. *C. troegerae* Damboldt.

15. Совершенно голые, нежные растения. Зубцы чашечки узкотреугольно-линейные или линейно-ланцетные, не отстающие от венчика . . . . 16.

— Более или менее опушенные растения. Зубцы чашечки треугольно-ланцетные или треугольные, отстающие от венчика . . . . 17.

16. Зубцы чашечки уже в зрелых бутонах серповидно отогнутые, узкотреугольно-линейные, по краям часто с 2—3 мелкими железистыми зубчиками, достигающие 1/4—1/3 длины венчика; придатки очень тонкие, от коротких, зубчиковидных, до оттянутых и превышающих трубку чашечки; трубка зеленая, коническая, 1—1.5 × 1—1.5 мм; вся чашечка иногда красноватая. Венчик фиолетовый, колокольчато-воронковидный, до 1/3 разделенный на лопасти, 15—22 мм дл., голый, по краям лопастей волосистый. Столбик не выставляющийся. Цветков 3—7 в шитковидном соцветии, на длинных нитевидных цветоножках, прямых. Коробочка прямая или слегка склоненная, обратнояйцевидная, узко-обратнояйцевидная или грушевидная, 3—5 × 3—6 мм; зубцы при плоде полностью отогнутые. Стебли восходящие из боковых почек вегетативной розетки, иногда красноватые, тонкие, слабые, извилистые, 10—20 см выс., шитковидно ветвящиеся. Листья слабо кожистые; розеточные 1—4 × 1.5—7 см, треугольные, узкотреугольные или яйцевидные, на верхушке остро оттянутые, с неравно-сердцевидным или сердцевидно-клиновидным основанием, по краю 2—3-железисто-зубчатые, с вперед загнутыми зубцами, с черешками, равными 3—4 длинам пластинки; нижние стеблевые по форме и величине сходные с розеточными, но с черешками, примерно равными пластинке; средние узкотреугольные или ланцетные, с клиновидным или сердцевидным основанием; верхние — ланцетные, сидячие . . . . 1—16. *C. suanetica* Rupr.

— Зубцы чашечки не отогнутые, прямые, треугольно-линейные или линейно-ланцетные, с широкими выемками между ними; придатки незаметные, в виде маленьких складочек; трубка черноватая, с резкой границей с зелеными зубцами, коническая, 1.5—2 × 1.5—2 мм. Венчик узкоколокольчатый, до 2/5 (1/3) разделенный на лопасти, 25—30 мм дл. Столбик не выставляющийся. Цветков (1)3—10 в шитковидном соцветии, на длинных цветоножках, более или менее прямых. Коробочка поникающая, обратнояйцевидная, 5 × 4—7 мм, зубцы при плоде прямые. Стебли многочисленные, боковые, восходящие, зеленые, слабые, тонкие, (5)10—20(30) см выс., слабо шитковидно ветвящиеся. Листья тонкие, но плотные, почти кожистые; розеточные и нижние стеблевые 2.5—5 × 1.5—3 см, яйцевидные или узкояйцевидные, остроконечные, с неравно-сердцевидным или округло-клиновидным основанием, по краю 2-железисто-зубчатые, с загнутыми вперед зубцами, оттянутые в длинный черешок, равный 2—3 длинам пластинки и в верхней части иногда зубчатый; средние стеблевые яйцевидно-клиновидные или ланцетные, оттянутые в короткий черешок; верхние — ланцетные, сидячие . . . . 1—17. *C. autraniana* Albov.

17. Все растение, включая венчик, сильно или слабо коротко шершаво опушенное, сероватое. Венчик густо пушистый, темно-голубой, узкоколокольчатый, с перетяжкой у основания, до 1/4 надрезанный на лопасти, 17—27 мм дл. Чашечка густо шероховато опушенная, сероватая; трубка ширококоническая, 1 мм дл. и 2 мм шир.; зубцы треугольно-широколанцетные, отстающие от венчика и достигающие 1/4 (1/3) его длины; придатки зубчиковидные, мелкие, более или менее равные трубке. Столбик не выставляющийся. Цветков 3—7, прямых, в шитковидном соцветии. Коробочка более или менее прямая, ширококоническая. Стебли многочисленные, слабые, 15—25 см выс. Листья снизу сероватые, густо коротко опушенные, сверху зеленые, слабо опушенные; розеточные и нижние стеблевые 2—4 × 4—8 см, треугольные или яйцевидные, остроконечные, в основании неравно-сердцевидные, по краю 2—3-железистокрупнозубчатые (с загнутыми вперед зубцами), с черешком, равным 2—3 длинам пластинки; средние стеблевые яйцевидные, с неглубоко сердцевидным основанием, зубчатые, остроконечные, короткочерешковые; верхние — ланцетно-клиновидные, короткочерешковые или сидячие . . . . 1—14. *C. engurensis* Char.

— Растения голые или опушенные, но не шершаво. Венчик снаружи голый, изнутри бородатый, сиренево-голубой, узкоколокольчатый, с перетяжкой у основания, до 1/4—1/3 надрезанный на лопасти, (10)15—25 мм дл. Чашечка более или менее опушенная или голая; трубка коническая, 2 × 2 мм; зубцы продолговато-треугольные, длинно заостренные, достигающие (1/4)1/3— 1/2(2/3) длины венчика, если голые, то по краям иногда с курчавыми ресничками; придатки отвернутые, от очень коротких, зубчиковидных, до оттянутых, в 2—2.5 раза превышающих трубку чашечки. Столбик не выставляющийся. Цветки прямые, в немногоцветковом рыхлом шитковидно-метелковидном соцветии. Коробочка прямая, полушаровидная, 5—7 мм в диам. Стебли многочисленные, тонкие, более или менее свисающие, слабо щитковидно-метельчато разветвленные, более или менее опушенные, (5)10—30(40) см выс. Листья иногда с завороченными на нижнюю поверхность краями, более или менее опушенные или голые, по краям с жесткими курчавыми ресничками; розеточные и нижние стеблевые 1—2 × 2.5(5) см, округло- или широкояйцевидные, с сердцевидным или почковидным (редко округло-клиновидным) основанием, по краю неравно-крупно-острозубчатые (с крючковидно загнутыми вперед зубцами), с черешком, равным 2—4 длинам пластинки; средние и

верхние уменьшенные, яйцевидные, крупнозубчатые, с почковидным или клиновидным основанием, короткочерешковые . . . . 1—8. *C. bayerniana* Rupr.

18. Придатки чашечки яйцевидные или широколанцетные, отвернутые, более или менее равные трубке и прикрывающие ее . . . . 19.

— Придатки чашечки другой формы или же отсутствуют . . . . 21.

19. Дву- или многолетний монокарпик. Все растение более или менее короткощетинистое. Зубцы и придатки чашечки по краям и жилкам щетинистые; трубка по жилкам щетинистая; зубцы почти равные венчику, ланцетные, острые. Венчик сиренево-голубой, трубчато-воронковидный, (10)15—25 мм дл., по жилкам щетинистый. Коробочка обратнояйцевидная; зубцы при плоде разрастающиеся, не отогнутые. Листья с обеих сторон более или менее равномерно редко короткощетинистые; нижние стеблевые длинночерешковые, широкояйцевидные, островатые, с сердцевидным основанием, крупнонадрезанные или лопастно-зубчатые; средние уменьшенные, короткочерешковые, более острозубчатые; верхние ланцетные, более или менее сидячие. Цветки в односторонней немногоцветковой кисти. Стебель (30)40—70(90) см выс., продольно-полосатый, красноватый . . . . 2—3. *C. sclerotricha* Boiss.

— Поликарпические корневищные многолетники. Все растение более или менее равномерно пушистое. Зубцы и придатки чашечки равномерно пушистые, зубцы треугольно-ланцетные, в 3(4) раза короче венчика. Венчик белый, желтоватый или розовый, колокольчатый, пушистый. Коробочка конусовидная, зубцы при плоде не отогнутые. Листья с нижней стороны всегда опушенные сильнее, чем с верхней; розеточные и нижние стеблевые длинночерешковые, треугольные или почковидные, с острой или притупленной верхушкой и клиновидно-почковидным или почковидным основанием, неравнозубчатые или неравногородчатые, иногда почти цельнокрайные; средние стеблевые уменьшенные, короткочерешковые; верхние — узкотреугольные, уменьшенные, сидячие . . . . 20.

20. Соцветие щитковидное, немногоцветковое, главная ось не выражена или выражена слабо, цветоножки длинные, 4—20 см дл. Стебли слабые, приподнимающиеся, 20—40 см выс. Венчик белый или желтоватый, 35—40 мм дл. . . . . 2—2. *C. dolomitica* E. Busch.

— Соцветие — односторонняя кисть, главная ось четко выражена, цветоножки короткие, 0.5—1 см дл. Стебли восходящие, крепкие. Венчик белый, желтоватый или розоватый, 25—35 мм дл. . . . . 2—1. *C. alliariifolia* Willd.

a. Цветки розовые или розовато-фиолетовые. Стебли высокие, 50—100 см выс., толстые, войлочно-опушенные. Листья с нижней стороны войлочно опушенные . . . . b. *C. alliariifolia* subsp. *letschchumensis* (Kem.-Nath.) Ogan.

— Цветки белые, реже розовые или желтоватые. Стебли обычно короче, (10)40—70(100) см выс., тоньше. Опушение стеблей и нижней части листьев различное, но обычно не войлочное . . . . a. *C. alliariifolia* subsp. *alliariifolia*.

21. Зубцы чашечки продолговато-треугольные, острые, в нижней части расширенные и переходящие во всегда отогнутые придатки различной длины. Трубка чашечки всегда густощетинистая, коническая. Розеточные листья треугольные, в основании неравно сердцевидно-клиновидные, по краю 2—3-зубчато-железистые, с загнутыми вперед зубцами, часто волнистые; черешок в верхней части часто крылатый и зубчатый . . . . 26.

— Зубцы чашечки с широкими выемками между ними. Придатков нет или они в виде маленькой складочки, не отогнутые (если придатки длинные, нитевидно оттянутые, то розеточные листья яйцевидно-клиновидные, стебли олиственные, соцветие щитковидное) . . . . 22.

22. Зубцы чашечки кожистые, жесткие, сизоватые, узкотреугольные или узкотреугольно-ланцетные, с резко выступающей средней жилкой, снаружи густо короткощетинистые (щетинки на бугорках), изнутри голые, придатков нет или же имеется небольшая складочка, густо опушенная более длинными щетинками; трубка чашечки с камедями, полусферическая, 3—4 мм дл., густо опушенная короткими белыми щетинками (более крупными, чем на зубцах чашечки), под опушением — черноватая; опушение трубки чашечки гуще, чем ее зубцов. Венчик синий, 20—25 мм дл., ширококолокольчатый, до 1/3 рассеченный на лопасти, голый, по краям лопастей опушенный. Цветков 15—20, в узкокистевидном (иногда разветвленном) соцветии до 20 см дл., на коротких веточках; в пазухах прицветников много сильно редуцированных цветков до 2 мм дл. Коробочка грушевидная, прямая; зубцы при плоде распростертые. Стебли 20—50 см выс., крепкие, одревесневающие. Листья сизоватые, кожистые, жесткие, по краю 1—2-железисто-тупозубчатые, с завороченными на нижнюю поверхность краями, рассеянно коротко опушенные щетинистыми, но мягкими волосками, с нижней стороны вместе с черешками более густо опушенные; розеточные 4—6 × 2—6 см, островатые, яйцевидно-овальные или яйцевидно-продолговатые, в основании сердцевидные или неравно-сердцевидные, длинночерешковые; нижние стеблевые с черешками, примерно равными пластинке, яйцевидные, с клиновидным или яйцевидно-клиновидным основанием, уменьшенные, скученные в нижней трети стебля; верхние стеблевые (прицветники) сильно уменьшенные, ланцетные, сидячие . . . . 2—5. *C. sclerophylla* (Kolak.) Czer.

— Зубцы чашечки травянистые, зеленые, голые или мягко опушенные (независимо от опушения ее трубки), ланцетные или продолговато-ланцетные, тупые или островатые; трубка чашечки без камедей, черноватая, голая или, наоборот, сильно опушенная мягкими белыми ресничками . . . . 23.

23. Растения с ползучими корневищами; розетки листьев и цветоносы не сближенные, не образующие «подушек». Розеточные листья яйцевидные, продолговато-яйцевидные или продолговато-треугольные, заостренные или острые (изредка округленные), с неравно-клиновидным или неравно-сердцевидным основанием, длинночерешковые; нижние стеблевые по форме и величине не сравнимые с

розеточными, ланцетные, уменьшенные, черешковые, верхние ланцетные, сидячие; все листья травянистые, неравногородчатые или неравнозубчатые. Цветоносы не твердые, 5—30(50) см выс. Цветки в односторонней немногоцветковой кисти. Венчик 25—40 мм дл., сиренево-голубой. Трубка чашечки голая или опушенная длинными ресничками; придатки в виде небольших зубчиков или отсутствуют . . . . 25.

— Растения с сильно разветвленными каудексами, с многочисленными, сильно сближенными розетками листьев, образующими подушки. Розеточные листья яйцевидные или широкояйцевидные, с сердцевидным или клиновидным основанием, острые, длинночерешковые; нижние стеблевые сравнимые по форме и величине с розеточными, черешковые; верхние уменьшенные, ланцетные, сидячие . 24.

24. Цветоносы извилистые, слабые, 1—2-цветковые, 10—12 см дл., равные по длине розеточным листьям. Листья не кожистые. Трубка чашечки округло-коническая, черноватая, опушенная длинными белыми мягкими волосками; зубцы почти голые, зеленые, отогнутые; придатков нет (имеется только едва заметная складочка). Венчик голый, ширококолокольчатый, 15—25 мм дл. Коробочка неизвестна . . . . 2—7. *C. jadvigae* Kolak.

— Цветоносы восходящие, крепкие, твердые, в верхней части красноватые, в нижней трети сильно олиственные, (5)10—20 см выс., длиннее розеточных листьев. Цветки обычно в щитковидном соцветии, на длинных цветоножках. Листья кожистые, пильчатые или зубчатые. Трубка чашечки ширококоническая, черноватая, обычно голая; придатки от коротких до длинных, нитевидно оттянутых, превышающих трубку, голые или по краям реснитчатые. Венчик голый, колокольчатый, 15—25(30) мм дл. Коробочка шаровидная; зубцы при плоде не отогнутые . . . . 2—9с. *C. collina* Sims subsp. *fondervisii* (Albov) Ogan.

25. Трубка чашечки коническая; зубцы крючковидно внутрь не загнутые. Коробочка грушевидная, с суженным основанием; зубцы при плоде не отогнутые . . . . 2—9а. *C. collina* Sims subsp. *collina*.

— Трубка чашечки ширококоническая, часто в основании округленная; зубцы при основании часто расширенные и на верхушке несколько крючковидно внутрь загнутые. Коробочка шаровидная, с округленным основанием; зубцы при плоде не отогнутые . . . . 2—9в. *C. collina* Sims subsp. *sphaerocarpa* (Kolak.) Ogan.

26. Трубка чашечки с камедями. Стебли 10—100(150) см выс., восходящие, обычно крепкие. Соцветие кистевидное, одностороннее, часто разветвленное, обычно многоцветковое, реже малоцветковое. Листья зеленые, травянистые; розеточные продолготовато-треугольные или треугольные, обычно острые, реже притупленные, с неравно-сердцевидно-клиновидным основанием, с черешками, равными (1)2—3(4) длины пластинки (черешки часто крылатые и зубчатые); стеблевые листья многочисленные; нижние по форме и величине сравнимые с розеточными, черешковые; средние и верхние (прицветники) — уменьшенные, сидячие, ланцетные. Зубцы чашечки зеленые, травянистые, снаружи опушенные (реже голые), изнутри голые, достигающие 1/3 длины венчика; придатки всегда отогнутые, от коротких до нитевидно оттянутых, достигающих 2—3 длин трубки, крючковидно загнутые. Венчик синий или голубой (иногда белый), (20)25—35(40) мм дл., голый или опушенный. Коробочка обратнояйцевидная, почти шаровидная или грушевидная; зубцы при плоде обычно не отогнутые . . . . 2—4. *C. sarmatica* Ker Gawl.

а. Все растение мелко серовато-равномерно опушенное. Корневище густо покрытое остатками листовых черешков. Стебли (10)20—30(50) см выс., тонкие, сильно разветвленные от основания. Соцветие многоцветковое, цветоножки длинные, 3—7(15) см дл., олиственные и в свою очередь иногда разветвленные. Розеточные листья продолговато-треугольные, острозубчатые, часто по краю волнистые, с черешками, равными 2—3 длинам пластинки; нижняя часть листьев опушена чуть сильнее, чем верхняя. Зубцы и трубка чашечки опушенные почти одинаково (трубка немного гуще); придатки чашечки короткие, иногда почти незаметные. Венчик 15—25 мм дл., голый или слабо пушистый. Коробочка грушевидная . . . . с. *C. sarmatica* subsp. *ramosissima* (Somm. et Levier) Ogan.

— Комплекс признаков иной . . . . b.

b. Густощетинисто опушенные растения. Стебли 50—150 см выс., в основании 1—1.5 см в диам. Цветки в очень многоцветковой односторонней кисти (с половины стебля или ниже), на очень коротких цветоножках, почти сидячие, часто по 3 в пазухе листа. Коробочка почти шаровидная. Венчик 30—40 мм дл., белый или голубой. Трубка чашечки очень сильно опушенная длинными белыми щетинками . . . . d. *C. sarmatica* subsp. *calcarea* (Albov) Ogan.

— Менее крупные, слабее опушенные или почти голые растения. Цветоножки более длинные. Коробочка более узкая . . . . с.

с. Стебли (3)10—40 см выс. Коробочка узко-обратнояйцевидная. Цветков (1)4—6(10) в короткой кисти, цветоножки часто длинные. Венчик 30—40 мм дл. . . . . b. *C. sarmatica* subsp. *woronowii* (Charadze) Ogan.

— Стебли 10—60 (100) см выс. Коробочка обратнояйцевидная. Количество цветков, длина цветоножек и ветвление кисти сильно варьируют. Венчик 20—40 мм дл., голый. Все признаки сильно варьирующие . . . . а. *C. sarmatica* subsp. *sarmatica*.

— Трубка чашечки без камедей. Стебли 10—40 см выс. Цветков 1—5, в однобоковой кисти, склоненных. Розеточные листья треугольные, яйцевидные или широкояйцевидные, с сердцевидным или сердцевидно-клиновидным основанием, с черешками, равными 1—3(5) длинам пластинки; нижние стеблевые по форме и размерам сравнимые с розеточными, короткочерешковые, в количестве 2—5, остальные специализированные (прицветники), ланцетные, сидячие, мелкие, немногочисленные . . . . . . 27.

27. Все растение более или менее мелко жестко опушенное, сизоватое. Стебли 10—20(30) см выс., крепкие, красноватые. Листья кожистые, сизоватые; розеточные продолговато-треугольные, треугольные, широкотреугольные, широкояйцевидные или яйцевидные, острые или заостренные, с сердцевидно-клиновидным основанием, с черешками, равными 1—5 длинам пластинки. Венчик 20—30(40) мм дл., (широко-)колокольчатый, голубовато-фиолетовый, снаружи редкопушистый или почти голый, в зеве длинноволосистый. Трубка чашечки коническая, черноватая, мелкошершаво или же густо длинно щетинисто опушенная; зубцы обычно мелкошершаво, короче, чем трубка, опушенные, если же голые, то сизые, блестящие, кожистые, треугольные или треугольно-ланцетные, в основании расширенные и переходящие в опушенные и отогнутые торчащие придатки, зубчиковидные или же нитевидно оттянутые и превышающие трубку чашечки. Коробочка обратнояйцевидная; зубцы при плоде распростертые. В альпийском и субальпийском поясах . . . . 2—6. *C. dzyschrica* Kolak.

— Растение почти голое, зеленое, нежное. Стебли 25—40 см выс. Листья почти голые, по жилкам редкощетинистые, с завороченными на нижнюю поверхность краями; розеточные с черешками, равными 1—2 длинам пластинки. Венчик около 40 мм дл., темно-фиолетовый, воронковидный, голый, по краям лопастей длинноволосистый. Зубцы чашечки голые, по краям с редкими короткими щетинками; придатки небольшие, голые. По остальным признакам не отличается от *C. dzyschrica*. В зеленом поясе, до 900 м на ур. м. . . . . 2—8. *C. kolakovskyi* Char.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ефимов К. Ф. Числа хромосом некоторых видов семейств *Asteraceae*, *Campanulaceae*, *Fabaceae* Центрального Кавказа // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 131—132.

Колаковский А. А. К истории рода *Symphyandra* (колокольчиковые) // Сообщ. АН ГССР. 1988. Т. 129. № 1. С. 141—144.

Колаковский А. А. Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси, 1991. 175 с.

Колаковский А. А. Семейство колокольчиковых. Москва, 1995. 92 с.

Колаковский А. А., Сердюкова Л. Б. Новые данные к систематике кавказских колокольчиков // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1980. Вып. 36. С. 44—57.

Оганесян М. Э. Семейство *Campanulaceae* Juss. на Кавказе: Автореферат дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1996. 51 с.

Сердюкова Л. Б. Южнокавказские виды рода *Campanula* L. секции *Symphyandriformes* (Fom.) Char. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1976. Вып. 32. С. 41—45.

Сердюкова Л. Б. Обзор кавказских представителей секций *Spinulosae* (Fom.) Char., *Symphyandriformes* (Fom.) Char. рода *Campanula* L. и рода *Symphyandra* A. DC.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1977.

Федоров Ан. А. Сем. *Campanulaceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л., 1957. Т. 24. С. 126—450.

Фомин А. В. Сем. *Campanulaceae* Juss. // Кузнецов Н., Буш Н., Фомин А. Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1903—1907. Т. 4. Ч. 6. С. 6—157.

Харадзе А. Л. Опыт систематики кавказских видов рода *Campanula* L. секции *Medium* A. DC. // Зам. сист. геогр. раст. Тбилиси, 1949. Вып. 15. С. 14—33.

Харадзе А. Л. Род *Campanula* L. s. l. на Кавказе (конспект) // Зам. сист. геогр. раст. Тбилиси, 1976. Вып. 32. С. 46—56.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 927 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР (*Aceraceae* — *Menyanthaceae*) / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1990. 509 с.

Boissier E. Flora Orientalis. Genevae et Basilae, 1875. Vol. 3. 1033 p.

Damboldt J. Materials for a flora of Turkey // Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1976. Vol. 35. N 1. P. 39—52.

Damboldt J. *Campanulaceae* Juss. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1979. Vol. 6. P. 2—89.

Davis P. H., Mill R. R., Kit Tan (eds.). Flora of Turkey. Edinburgh, 1988. Vol. 10. P. 177—180.

Fedorov An. A., Kovanda M. *Campanulaceae* Juss. // Flora Europaea. Cambridge, 1976. Vol. 4. P. 74—102.

Index to plant chromosome numbers 1961—1971 (ed. Moore R. J.). Utrecht, 1973. 539 p.; 1972—1974 (ed. Moore R. J.). Utrecht, 1977. 257 p.; 1975—1978 (ed. Goldblatt P.). Miss. Bot. Gard. 1981. 553 p.; 1979—1981 (ed. Goldblatt P.). Miss. Bot. Gard. 1984. 427 p.; 1982—1983 (ed. Goldblatt P.). Miss. Bot. Gard. 1985. 224 p.; 1984—1985 (ed. Goldblatt P.). Miss. Bot. Gard. 1988. 264 p.; 1986—1987 (eds. Goldblatt P., Johnson D. E.). Miss. Bot. Gard. 1990. 243 p.; 1988—1989 (eds. Goldblatt P., Johnson D. E.). Miss. Bot. Gard. 1991. 238 p.; 1990—1991 (eds. Goldblatt P., Johnson D. E.). Miss. Bot. Gard. 1994. 267 p.; 1992—1993 (eds. Goldblatt P., Johnson D. E.). Miss. Bot. Gard. 1996. 276 p.

Kit Tan. A new *Campanula* from N. E. Turkey. Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1982. Vol. 40. P. 333—336.
Kit Tan, Soeger F. New taxa from East Anatolia // Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1984. Vol. 41. P. 527—534.
Oganesian M. Synopsis of Caucasian *Campanulaceae* // Candollea. 1995. Vol. 50. N 2. P. 275—308.
Rechinger K. H., Schiman-Czeika H. Campanulaceae Juss. // Flora Iranica. Graz, 1965. Vol. 13. P. 1—51.
Staflew F. A., Cowan R. S. Taxonomic literature. Antwerpen; Boston, 1985. 2-nd ed. Vol. 5. 1066 p.

SUMMARY

The worldwide revision of the sections *Symphyandriformes* and *Cordifoliae* of the genus *Campanula* is carried out. An original extended key for taxa determination is given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470.3)

© А. А. Бобров, Е. В. Чемерис

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ФЛОРЫ ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

A. A. BOBROV, E. V. CHEMERIS. NEW AND RARE SPECIES OF VASCULAR PLANTS FOR YAROSLAVL REGION

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
пос. Борок, Ярославская обл.
E-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru
Поступила 07.07.2000

Сообщается о находках 9 видов сосудистых растений, из которых 5 (*Epilobium collinum, Holcus mollis, Potamogeton × sparganiifolius, Viola × braunii* и *V. × neglecta*) являются новыми для Ярославской обл., остальные (*Cucubalus baccifer, Epilobium parviflorum, Stellaria crassifolia* и *Viola × ruprechtiana*) — редкими.

Ключевые слова: новые и редкие виды, сосудистые растения, Ярославская обл.

В статье приведены материалы по новым и редким видам сосудистых растений для флоры Ярославской обл., выявленным в результате флористических исследований авторов 1997—2000 гг., а также при изучении коллекций гербариев Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ), Ярославского государственного педагогического ун-та им. К. Д. Ушинского (ЯГПУ) и Ярославского государственного ун-та им. П. Г. Демидова (ЯрГУ). Гербарные этикетки даны в оригинальном виде, в ряде случаев в скобках приведены необходимые уточнения. Если находка или определение сделаны авторами сообщения, то при цитировании этикеток соответствующие сведения не указаны. Для образцов, обнаруженных в той или иной гербарной коллекции, показано место хранения. Названия растений, за некоторым исключением, даны по работе С. К. Черепанова (1995).

Cucubalus baccifer L. — Даниловский р-н, окр. д. Титово, низкая пойма р. Соть, 03 IX 1997. Вид в области редкий, ранее был показан только для Ростовского р-на (Определитель..., 1986). Вероятно, он распространен шире, на что указывает находка его в Тверской обл. у самой границы с Брейтовским р-ном Ярославской обл. (Тверская обл., Весьегонский р-н, окр. с. Никола-Высока, долина р. Ламь, 05 IX 1997, В. Папченков, № 38810 (ИБВВ)), но из-за своей схожести в неплодоносящем состоянии просматривается с представителями близких родов гвоздичных.

Epilobium collinum C. C. Gmel. — Некрасовский р-н, суходольный луг близ д. Исады, 30 VI 1973, Кузнецова, Голубева (ЯрГУ); Угличский р-н, заливной луг близ б/с «Улейма», 10 VII 1976, Арефьева, Якубова (ЯрГУ). Новый для флоры области вид, хотя известен из всех смежных областей (Маевский, 1964; Орлова, 1993; Нотов, 1994).

E. parviflorum Schreb. — Угличский р-н, правый берег р. Улейма, луг, 25 VII 1981, Пушкарева, Кушникова (ЯрГУ); Рыбинский р-н, с. Михайловское, берег р. Черемуха, 19 VII 1997, Э. Гарин, № 36006 (ИБВВ и дублет в ЯрГУ); окр. с. Михайловское, русло пересохшего ручья, 20 VII 1997, Э. Гарин, № 36005 (ИБВВ и дублет в ЯрГУ);

Некоузский р-н, окр. пос. Борок, травяное болото в верховьях руч. Суножка. 14 VII 1999; Брейтовский р-н, окр. с. Покровское, берег р. Сить, 15 VII 1999; Угличский р-н, окр. д. Метево, ключ на склоне долины р. Улейма, 14 VI 2000. Редкий в области вид, показан для Рыбинского, Тутаевского районов (Определитель..., 1986), по находке А. Дубровиной и Л. Лисицыной на восточном берегу оз. Плещеево — для Переславского р-на (Кузьмичев и др., 1990). Приведенные гербарные материалы свидетельствуют о его более широком распространении на территории области.

Holcus mollis L. — Некоузский р-н, луг в долине р. Сутка между д. Петрушево и с. Шестихино, 23 VII 1998. Новый для области вид. По-видимому, это вторая находка *H. mollis* в Верхне-Волжском флористическом районе, где он был известен на Клинско-Дмитровской возвышенности (Цвелёв, 1974). Для флоры области показан близкий вид *H. lanatus* L., но, что интересно, он был приведен В. Я. Цингером по гербарию Н. П. Семенова без указания конкретных местонахождений (1886; по: Богачев, 1968). После Семенова никем не собирался; гербарные же образцы современным исследователям флоры области до сих пор обнаружить не удалось. Все это послужило поводом для сомнения в его присутствии в составе флоры области (Дубровина, Шаханина, 1971).

Potamogeton × *sparganiifolius* Laest. ex Fries (*P. gramineus* L. × *P. natans* L.) — граница Мышкинского и Некоузского районов, между с. Фроловское и д. Козлово, р. Сутка, 09 VII, 04 VIII 1999. Новый нототаксон для флоры области. Растения были найдены в самой верхней части зоны подпора вод реки Рыбинского водохранилища в виде небольшого по площади клона (0.5 × 3 м), граничащего с зарослями *Scirpus lacustris* L., и одного из родительских видов *P. natans*. Они активно цвели, но плодов не завязали. По всей видимости, растения в этом месте представляют собой спонтанный, недавно возникший гибрид, так как при неоднократном обследовании этого участка реки в 1994 и 1997 гг. мы их не встречали. Этот случай лишний раз подтверждает ранее высказанное нами предположение (Бобров, 1999), что широкое распространение гибридных рдестов в реках Верхнего Поволжья не в последнюю очередь связано с различного рода антропогенными нарушениями, в данном случае с влиянием подпора водохранилища. Добавим, что это вторая находка *P.* × *sparganiifolius* в реках бассейна Верхней Волги (Бобров, 1999, 2000).

Stellaria crassifolia Ehrh. — Рыбинское водохранилище, залив по р. Керома (Пошехонский р-н), мелководье по левому берегу ниже дер. Колобово, 28 VIII 1988, Л. Лисицына, № 20832 (ИБВВ); Некоузский р-н, окр. пос. Борок, в пересохшем русле ручья Суножка, 14 VII 1999; окр. с. Станилово, ключ в долине р. Сить, 15 VII 1999. Новые находки редкого в Ярославской обл. вида (Определитель..., 1986; Папченков и др., 1996). Первая указывает на распространение вида на севере области в Пошехонском р-не. Ранее он был известен по единичным сборам из Большесельского, Некоузского, Некрасовского, Переславского, Ростовского и Ярославского р-нов (Определитель..., 1986; Кузьмичев и др., 1990; Папченков и др., 1996). Как нам кажется, вид в области распространен достаточно широко, но скорее всего просматривается из-за небольших размеров растений и малой доступности его местообитаний (травяные болота, ключи, топкие берега ручьев, рек и озер).

Viola × *braunii* Borb. (*V. canina* L. × *V. rupestris* F. W. Schmidt) — Ярославский р-н, лиственный лес, правый берег р. Которосль, 31 V 1956, М. Прозорова (ЯГПУ); луг на острове в Костромском расширении (Некрасовский р-н), 12 V 1977, Л. Лисицына, А. Дубровина, № 8457 (ИБВВ); Некоузский р-н, окр. ст. Шестихино, луг на склоне у ж.-д. полотна, 06 V 1995, № 32073 (ИБВВ). Новый таксон для флоры области. Растения своеобразны по габитусу, похожи на *V. canina*, но с явственным очень коротким опушением цветоносов, черешков и, отчасти, листовых пластинок, особенно молодых. Встречаются в местах совместного произрастания родительских видов.

V. × *neglecta* F. W. Schmidt (*V. nemoralis* Kütz. × *V. riviniana* Reichenb.) — усадьба Жаденево Яросл. губ. Даниловского уезда (совр. Даниловский р-н), берег р. Касть, в

лесу, 29 IV 1906, А. Шестаков (ЯГПУ); Петровский р-н (совр. Ростовский р-н), с. Фатьяново, луг, 23 VII 1954, О. Шаханина (ЯГПУ); Рыбинский р-н, окр. Нового Поселка, ельник по берегу р. Колокша, 18 VIII 1998; Угличский р-н, окр. д. Метево, обочина лесной дороги, 14 VI 2000. Таксон для флоры области приводится впервые. Крупная фиалка, хорошо отличается от родительских видов формой листьев и наличием большого числа бесплодных клейстогамных цветков, часто собранных в малоцветковые соцветия.

V. × ruprechtiana Borb. (*V. epipsila* Ledeb. × *V. palustris* L.) — болотистый луг с.-в. д. Петрино, Пошехоно-Володарский р-н, 1971, М. Прозорова (ЯГПУ); Хвойный лес с.-в. д. Петрино, Пошехоно-Володарский р-н, 27 V 1952, Маковкина (ЯГПУ). Данные сборы показывают на распространение таксона в Пошехонском р-не, ранее он указывался нами только для Некоузского р-на (Папченков и др., 1997), где встречается, пожалуй, не менее часто, чем *V. epipsila.*

Дублеты сборов авторов переданы в Гербарий Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Благодарности

Выражаем искреннюю признательность сотрудникам гербариев ЯГПУ и ЯрГУ В. В. Гороховой, З. С. Секацкой и М. А. Борисовой за внимание и помощь во время работы с гербарными коллекциями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров А. А. Флора водотоков Верхнего Поволжья // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 93—104.

Бобров А. А. Конспект и общая характеристика флоры ручьев и рек бассейна Верхней Волги // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 3. С. 37—44.

Богачев В. К. Флора Ярославского Поволжья и ее генезис // Растительный покров Ярославского и Костромского Поволжья, его генезис и преобразование. Ярославль, 1968. С. 3—191.

Дубровина А. В., Шаханина О. Д. Об изменении флоры Ярославской области // Растительный покров Ярославской обл. и его преобразование. Ярославль, 1971. С. 3—10.

Кузьмичев А. И., Экзерцев В. А., Лисицына Л. И. и др. Флора и растительность озер Ярославской области // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 50—94.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд., испр. и доп. Л., 1964. 880 с.

Нотов А. А. Дополнения к флоре Тверской области // Флора и растительность Тверской обл. Тверь, 1994. С. 4—12.

Определитель высших растений Ярославской области. Ярославль, 1986. 182 с.

Орлова Н. И. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения // Тр. С.-Петербург. общ-ва естествоиспыт. СПб., 1993. Т. 77. Вып. 3. 262 с.

Папченков В. Г., Бобров А. А., Богачев В. В., Чемерис Е. В. Флористические находки в Ярославской области // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 109—118.

Папченков В. Г., Бобров А. А., Чемерис Е. В. и др. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 3. С. 153—157.

Цвелёв Н. Н. Род 39. Бухарник — *Holcus* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 214—215.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

Findings of 9 species of vascular plants are reported. 5 of them (*Epilobium collinum*, *Holcus mollis*, *Potamogeton × sparganiifolius*, *Viola × braunii* and *V. × neglecta*) are new for Yaroslavl region, and the others (*Cucubalus baccifer*, *Epilobium parviflorum*, *Stellaria crassifolia* and *Viola × ruprechtiana*) are rare. Some critical remarks are made.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.01:58

© М. В. Казакова

(*РЕЦЕНЗИЯ*). ФЛОРА СРЕДНЕЙ РОССИИ: АННОТИРОВАННАЯ БИБЛИОГРАФИЯ/ В. Н. ТИХОМИРОВ, И. А. ГУБАНОВ, И. М. КАЛИНИЧЕНКО, Р. А. ЛОЗАРЬ; ПОД РЕД. В. Н. ТИХОМИРОВА

М.: Рус. университет, 1998. 199 с.

M. V. KAZAKOVA. (*A REVIEW*). FLORA OF THE MIDDLE RUSSIA: ANNOTATED BIBLIOGRAPHY / V. N. TIKHOMIROV, I. A. GUBANOV, I. M. KALINICHENKO, R. A. LOZAR; ED. BY V. N. TIKHOMIROV. MOSCOW, 1998

Рязанский государственный педагогический университет
Поступила 07.07.2000

Эту книгу ждали давно. В феврале 1995 г. на совещании по флоре Центральной России, проходившем в Липецке, авторы-составители библиографии доложили о ходе работы (Тихомиров и др., 1995). К тому времени было просмотрено более 2500 литературных источников. Окончательный вариант сводки включает 3627 работ. Авторы строго определили рамки библиографии, включив в нее лишь те издания, которые содержат информацию о флоре Средней России: списки видов либо сведения о находках отдельных видов. Насколько полно авторы библиографии постарались учесть публикации флористического характера, можно судить даже по дополнительному списку (с. 177—178), включающему работы, опубликованные незадолго до издания настоящей сводки.

Непростой и тернистый путь надо пройти, чтобы подготовить хороший региональный конспект флоры или определитель растений. Работа с литературными источниками — одна из важнейших составных частей общей работы флориста. Определитель, или Конспект флоры, лишь тогда действительно подводит итог изучению флоры, когда учтен весь опыт предшественников, просмотрены не только гербарные фонды центральных и местных учреждений, но и все, что было опубликовано ранее. Теперь, после выхода в свет капитальной библиографической сводки по флоре Средней России, ботаникам, работающим в любом из ее уголков, гораздо легче поднять огромный пласт ранее выполненных исследований.

Библиографический список предваряют «Введение» и «Обзор флористической изученности Средней России», написанные В. Н. Тихомировым. В них предельно кратко, но в то же время весьма выразительно, рельефно обозначены основные вехи в изучении флоры России, европейской ее части и региона, традиционно обозначаемого как Средняя Россия, которому и посвящена настоящая сводка. Убедительно показана вся неполнота изученности флоры этого региона, на основании этого сделан вывод о том, что «Средняя Россия по-прежнему осталась в значительной мере обойденной вниманием флористов» (с. 4). Действительно, в ряде областей — Смоленской, Тамбовской, Владимирской — нет местных профессионалов-флористов. В то же время авторы отмечают, что в последние годы заметно возросла исследовательская активность в регионах. Это становится более понятным после знакомства с обзором флористических исследований, выполнявшихся в последние 150 лет в

каждой из 22 ныне существующих административных областей и 4 республик. В крайне лаконичной форме охвачены все основные этапы истории изучения флоры в каждом регионе. Весь обзор читается с большим интересом, по каждой области дается авторская оценка состояния дел в регионах, зачастую вывод однозначен — актуальны и вполне реальны скорейшее завершение исследований и создание флористической сводки по тому или иному региону. Основной объем книги (с. 29—178) занимает библиографический список. Внимательное знакомство с библиографией оставляет глубокое впечатление. Нельзя не согласиться с авторами в том, что «самое сильное впечатление на внимательного, вдумчивого человека производит то, как много на протяжении всей истории изучения обширного среднерусского региона было сделано нашими предшественниками» (с. 8). Работать со списком очень легко. Для того чтобы найти труды любого автора, достаточно просмотреть «Указатель авторов, составителей и редакторов», приведенный на с. 179—187. Он включает 1565 фамилий ботаников-профессионалов, много и плодотворно работавших в различных областях и республиках, а также фамилии ботаников-любителей, внесших свою, порой весьма скромную, лепту в общее дело познания среднерусской флоры. Список сам по себе представляет огромный интерес и ценность — он дает возможность охватить взором сразу все сообщество флористов, оставивших свой след в научном познании флористического разнообразия и богатства Средней России. В целом работы охватывают период последних 2 столетий. Публикации по отдельным регионам также легко найти в «Указателе литературных источников по административным единицам» (с. 188—192).

Список дан с кратчайшими комментариями, в которых либо указано количество приведенных в статье или сводке видов, либо дополнительно упоминаются отдельные виды. Казалось бы, можно было несколько расширить комментарии и более полно перечислить виды хотя бы для статей о новых и редких находках. Однако трудно представить, до какого объема увеличилась бы при этом вся сводка. Несомненно, авторы выбрали наиболее оптимальный вариант комментариев. Издание этой грандиозной сводки нисколько не снижает актуальность издания региональных библиографий в целом по флоре и растительности. В них-то и следует дать более подробные комментарии.

Рецензируемая сводка — крупное событие в отечественной флористике. Безусловно, она может служить образцом библиографических сводок. Трудно переоценить труд авторов, поднявших огромный объем литературы, и их высокий профессионализм, который проявился в тщательном отборе литературных источников и безукоризненном их цитировании с соблюдением всех требований государственных стандартов. Лишь в одном случае мы смогли заметить отсутствие года публикации (№ 1121). Думаем, что подобных «промахов» едва ли наберется 2—3 на весь список.

Значение настоящей сводки не ограничивается кругом ботаников. С ее помощью легче воссоздать историю познания природы любого из среднерусских регионов. Уверены, что выход этой сводки послужит стимулом к проведению флористических исследований в Средней России в целом и в отдельных ее областях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тихомиров В. Н., Губанов И. А., Калиниченко И. М., Лозарь Р. А. Опыт синтеза библиографии по флоре Центральной России // Флористические исследования в Центральной России: Матер. науч. конф. «Флора Центральной России», Липецк, 1—3 февр. 1995 г. М., 1995. С. 33—36.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 11) Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILES

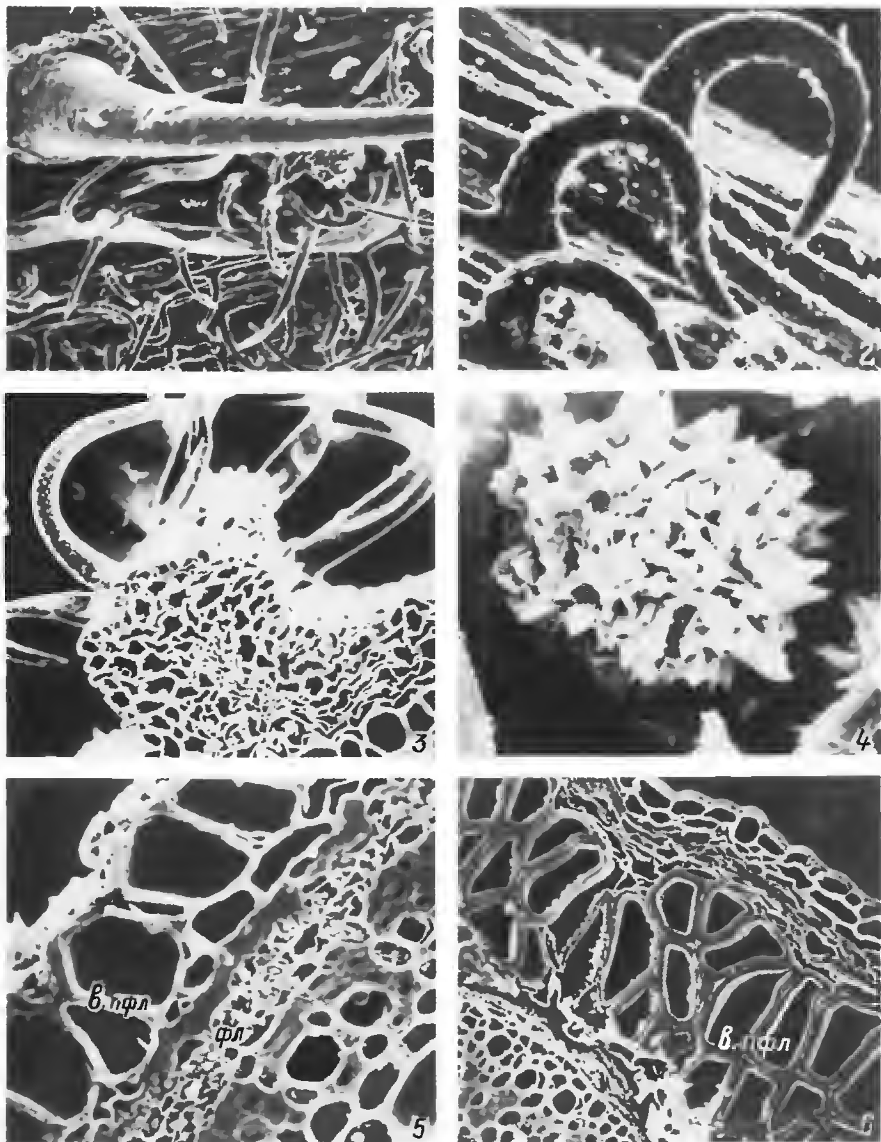


Таблица I. Опушение стеблей и детали строения коры представителей сем. *Caprifoliaceae* s. str.

1 — простые 1-клеточные волоски разного размера на однолетнем стебле *Kolkwitzia amabilis*; *2* — простые 1-клеточные волоски на однолетнем стебле *Symphoricarpos occidentalis* Hook.; *3* — простые 1-клеточные волоски на ребре однолетнего стебля *Weigela florida* (Bunge) A. DC.; *4* — друза оксалата кальция в клетке первичной коры; *5* — поперечный срез однолетнего стебля *Linnaea borealis*; *6* — волокна протофлоэмы на поперечном срезе однолетнего стебля *Lonicera altaica* Pall. *в. пфл* — волокна протофлоэмы; *фл* — вторичная флоэма. *1* — ×250, *2* — ×940, *3* — ×250, *4* — ×3000, *5* — ×800, *6* — ×320.

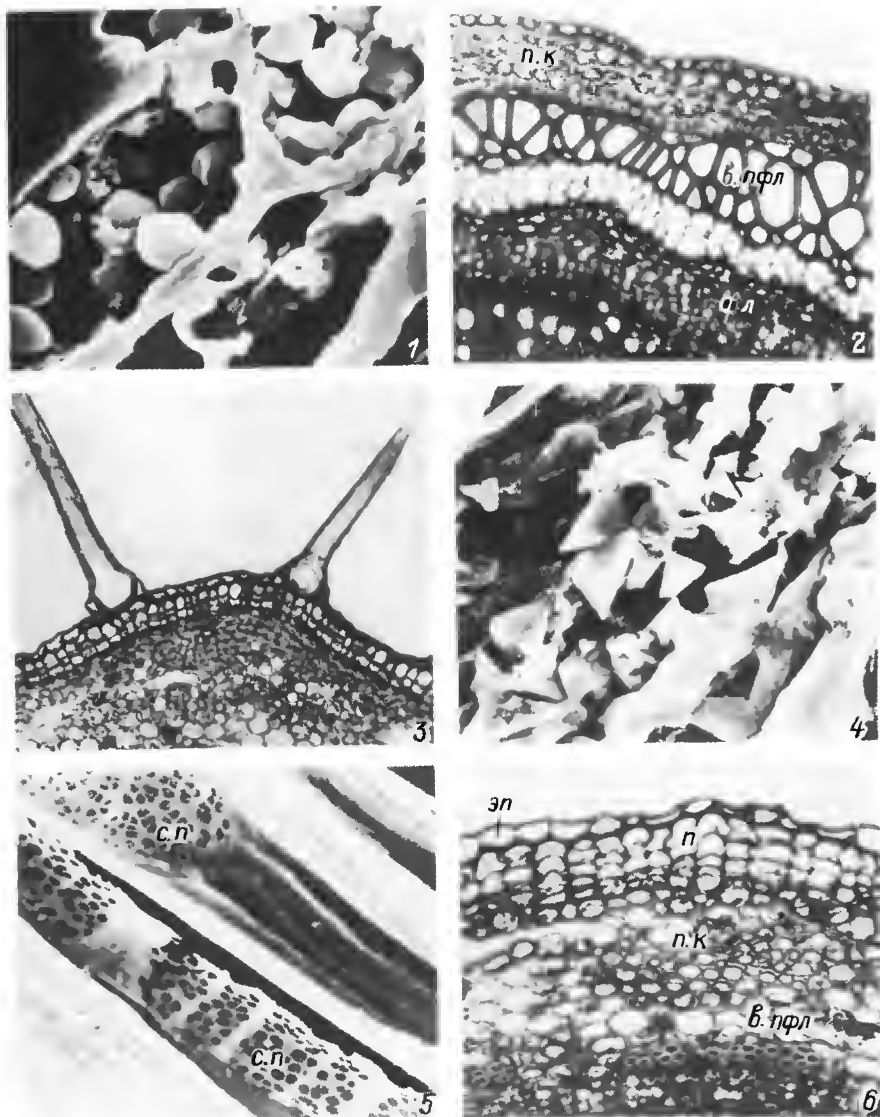


Таблица II. Анатомия коры видов сем. *Caprifoliaceae* s. str. и *Sambucaceae*.

1 — крахмальные зерна в клетках запасающей паренхимы вторичной флоэмы *Linnaea borealis*; *2* — периферическая часть коры однолетнего стебля *Lonicera caprifolium* L., поперечный срез; *3* — простые 1-клеточные волоски на однолетнем стебле *Sambucus sibirica*, поперечный срез; *4* — кристаллический песок оксалата кальция в клетке первичной коры *Sambucus kamtshatica*; *5* — ситовидные пластинки *Sambucus kamtshatica*; *6* — участок поперечного среза коры однолетнего стебля *Sambucus coreana* (Nakai) Kom. et Aliss. *в. пфл* — волокна протофлоэмы; *п* — пробка; *п. к* — первичная кора; *с. п* — ситовидное поле; *эп* — эпидерма. *1* — ×4800, *2* — ×150, *3* — ×110, *4* — ×2800, *5* — ×1500, *6* — ×200.

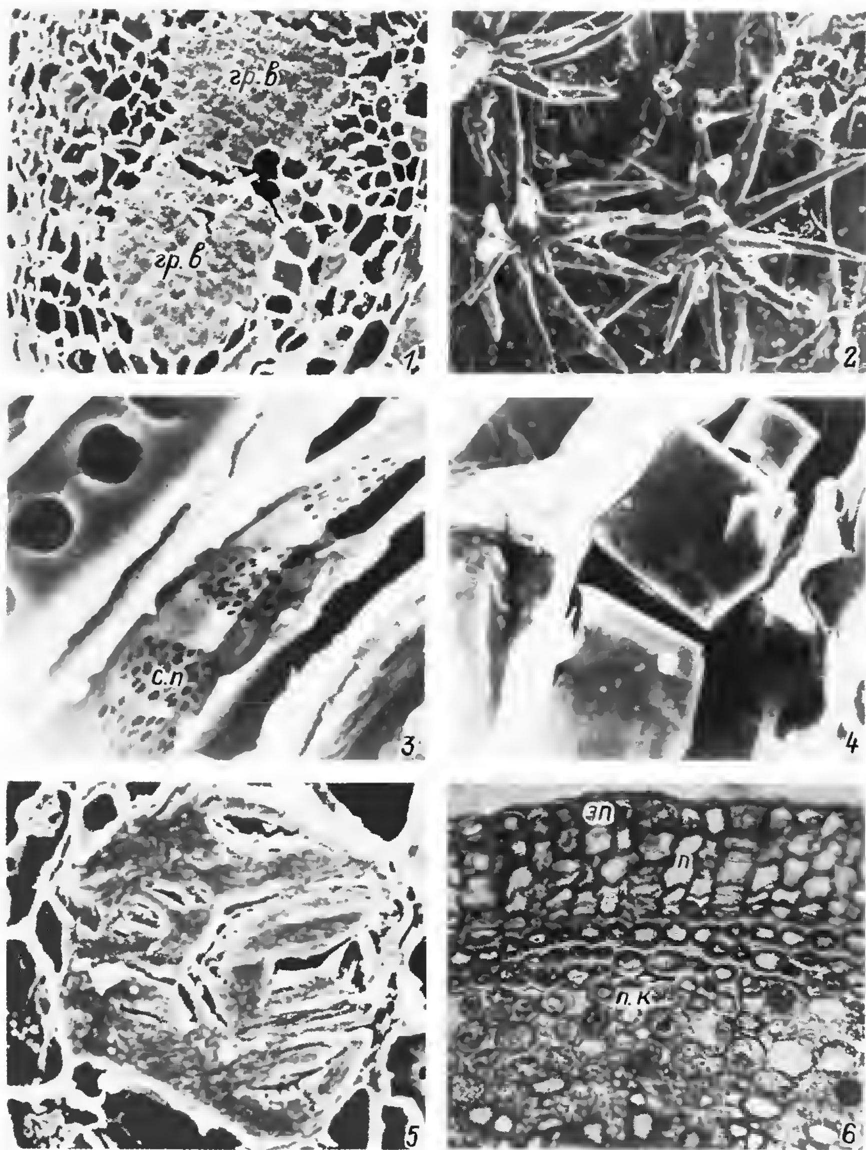


Таблица III. Анатомия коры видов сем. *Sambucaceae* и *Viburnaceae*.

1 — группы волокон во вторичной флоэме *Sambucus kamtshatica*, поперечный срез; *2* — звездчатые волоски на однолетнем стебле *Viburnum lantana* L.; *3* — ситовидная пластинка *Viburnum opulus* L., радиальный срез; *4* — ромбоэдрические кристаллы оксалата кальция в клетках тяжевой паренхимы *Viburnum suspensum* Lindl.; *5* — группа склереид во вторичной флоэме многолетней ветви *Viburnum opulus*, поперечный срез; *6* — участок поперечного среза коры однолетнего стебля *Viburnum burejaeticum* Regel et Herd. *гр. в* — группы волокон; *с. п* — ситовидное поле; *п* — пробка; *п. к* — первичная кора; *эп* — эпидерма. *1* — ×200, *2* — ×150, *3* — ×1800, *4* — ×1500, *5* — ×470, *6* — ×120.

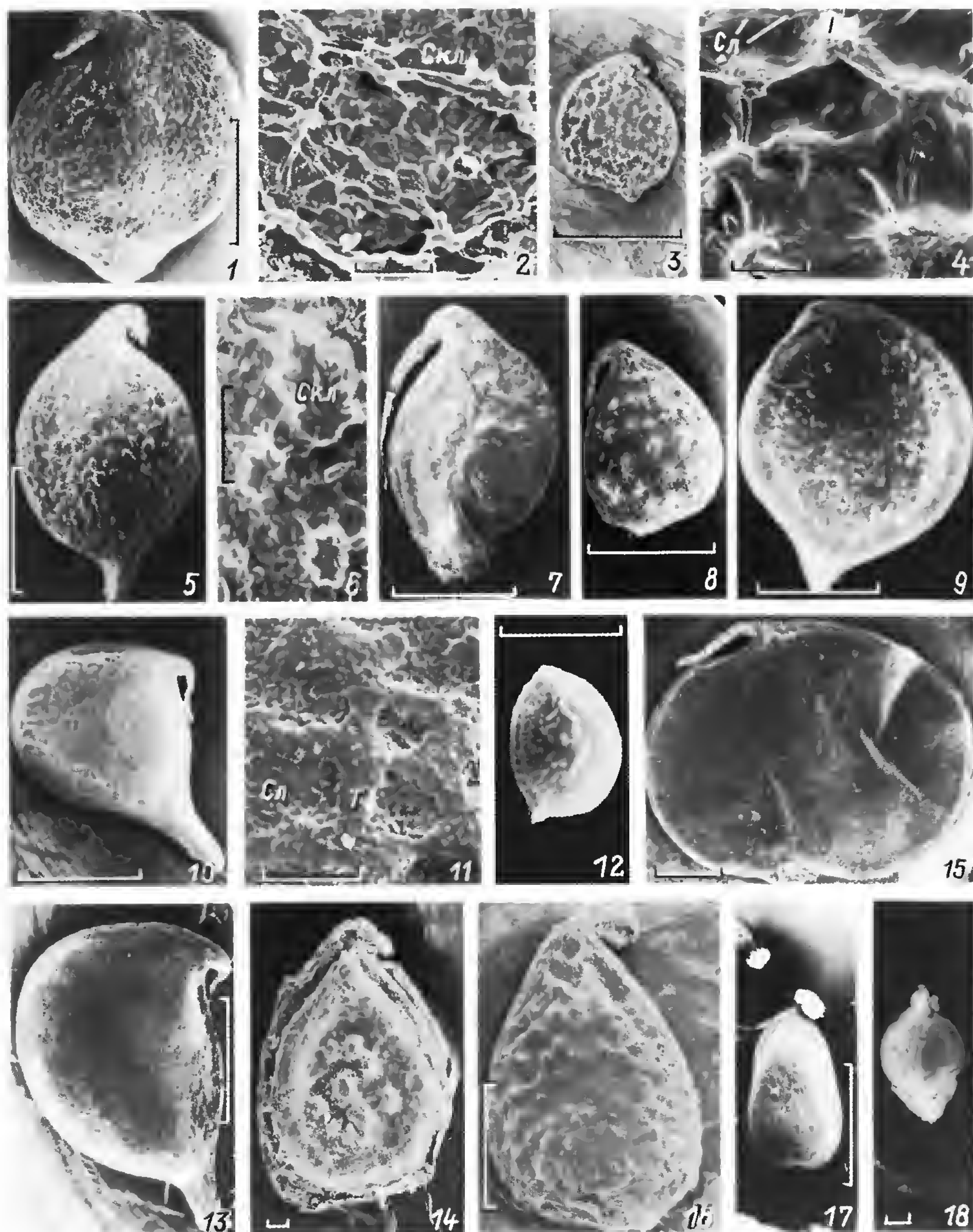


Таблица I. Разнообразие морфологии плодов (показаны большей частью без дополнительного покрова) в трибе *Urticeae* (СЭМ).

1, 2 — *Dendrocnide stimulans*; *3, 4* — *D. excelsa*; *5, 6* — *D. elliptica*; *7* — *D. nervosa*; *8* — *D. cordata*; *9* — *Laportea perrieri*; *10, 11* — *L. alatipes*; *12* — *L. disepola*; *13* — *L. canadensis*; *14* — *L. interrupta*; *15* — *Discocnide mexicana*; *16* — *Urera baccifera*; *17* — *U. kameroonensis*; *18* — *Gyrotaenia* sp.; *19, 20* — *Girardinia septentrionalis* (*19* — внешний вид плода, *20* — фрагмент поверхности); *21* — *Nanocnide japonica*; *22а, б, 23* — *Hesperocnide tenella* (*а* — с дополнительным покровом из околоцветника, *б* — без околоцветника, *23* — фрагмент поверхности плода); *24* — *Obetia radula*; *25* — *Dendrocnide moroides* (на срезе); *26* — *Girardinia septentrionalis* (на срезе). *Зар* — зародыш, *Нсл* — неслизевые клетки, *П* — перикарпий, *Скл* — склереиды экзокарпия, *Сл* — слизевые клетки, *Т* — таниновые клетки, *Э* — эндосперм, *Эн* — эндокарпий. Масштабная линейка: *1, 3, 5, 7—10, 12, 13, 15—17, 19* — 1000 мкм, *2, 4, 6, 11, 14, 18, 20—26* — 100 мкм.

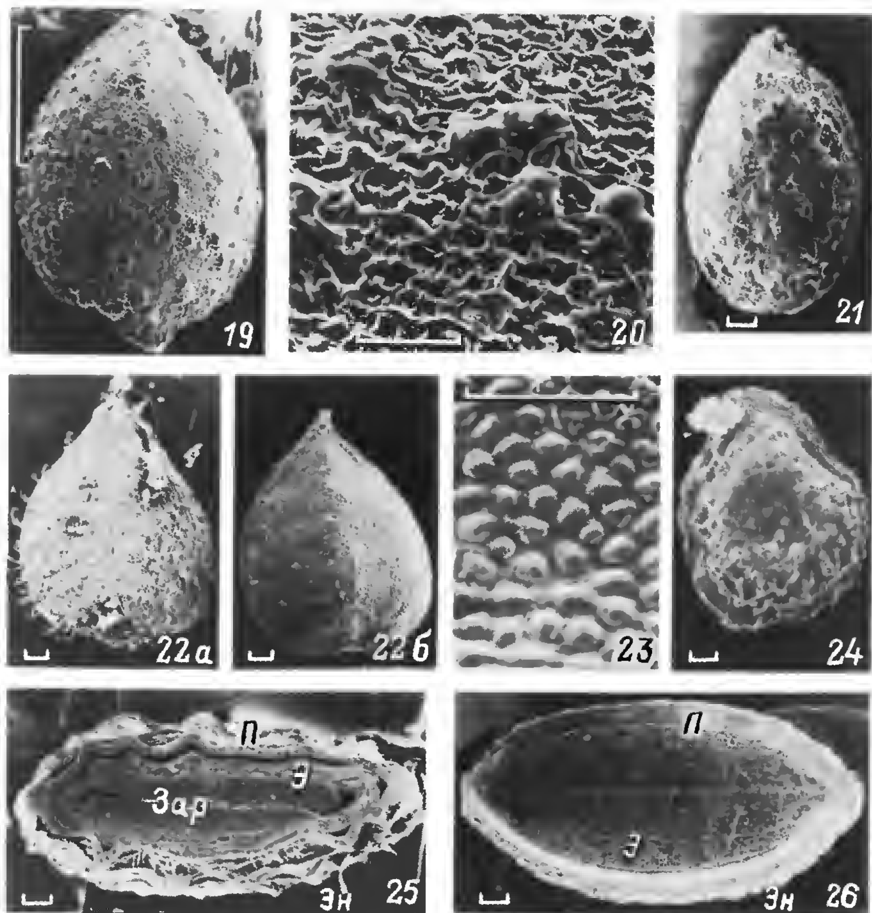


Таблица I (*продолжение*).

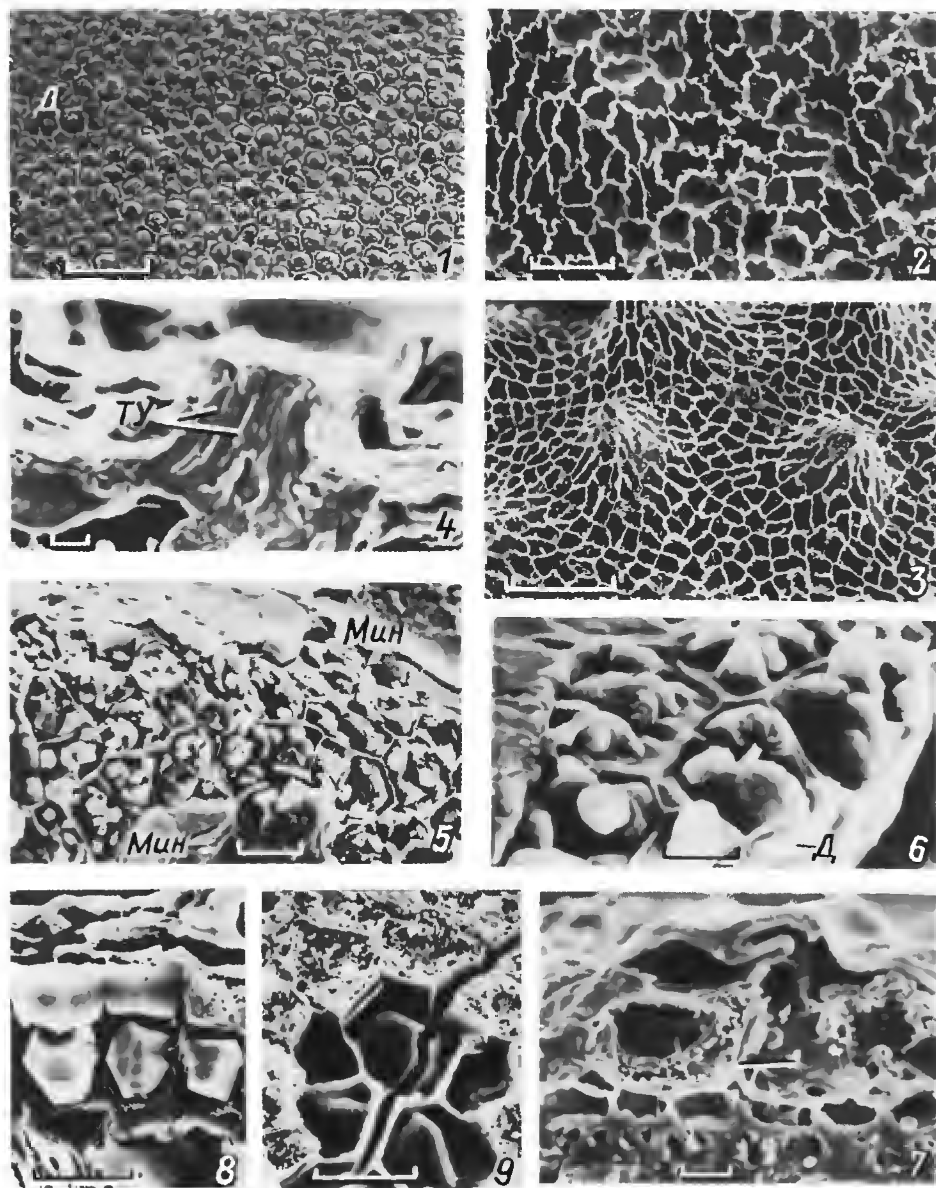


Таблица II. Фрагменты перикарпия у представителей трибы *Urticeae* (СЭМ).

1—3 — поверхность «косточки» (*1* — *Laportea macrostachya*, кристаллоносный слой с друзами оксалата кальция; *2* — *Dendrocnide meyeniana* f. *meyeniana*; *3* — *D. moroides*); *4* — склереиды экзокарпия у *Dendrocnide stimulans*; *5, 6* — поверхность кристаллоносного слоя у *Dendrocnide cordata*; *7* — бородавчатый выступ перикарпия *Girardinia septentrionalis* на поперечном срезе плода; *8, 9* — кристаллоносные клетки мезокарпия *Gyrotaenia* sp. (*8* — на поперечном срезе плода, *9* — вид сверху, в некоторых клетках содержимое верхней камеры удалено); *10* — перикарпий *Laportea alatipes* в области ребра на поперечном срезе; *11, 12* — экзокарпий *L. aestuans* до (*11*) и после ослизнения (*12*), слизевые клетки разрушились; *13* — мезокарпий *L. interrupta* на поперечном срезе; *14, 15* — перикарпий *Nanocnide lobata* на поперечном срезе (*14* — наружный слой мезокарпия в области бугорка; *15* — кристаллоносный слой); *Б* — глобулы белка, *Д* — друза, *Кр* — кристалл, *Мин* — аморфное минеральное содержимое, *ПП* — проводящий пучок, *ТУ* — тяжи утолщений, *УК* — узкие клетки; стрелками показаны мелкобугорчатые и бахромчатые утолщения оболочки клеток наружного слоя мезокарпия. Масштабная линейка: *3, 10—12* — 100 мкм; *1, 2* — 50 мкм; *4, 5, 7—9, 13—15* — 10 мкм; *6* — 5 мкм.

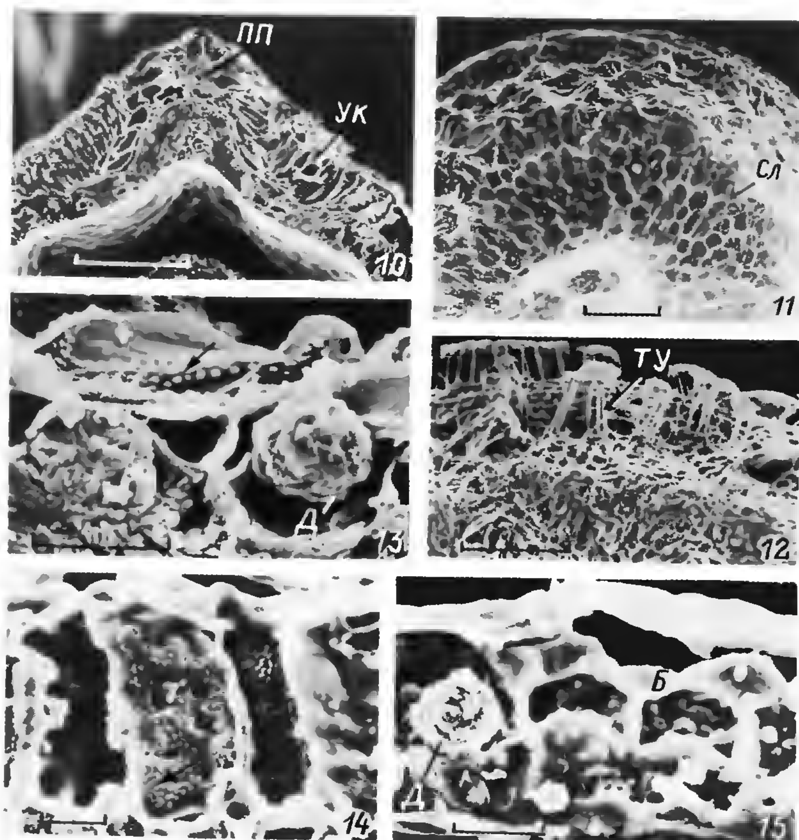
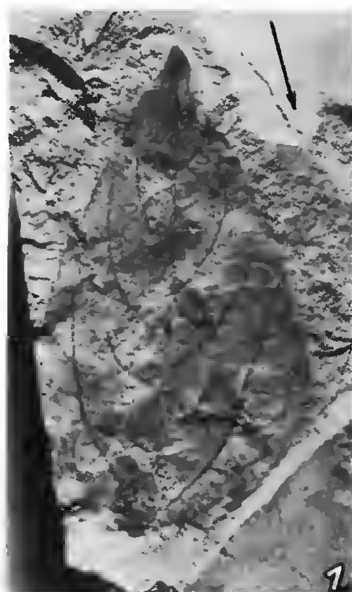


Таблица II (*продолжение*).



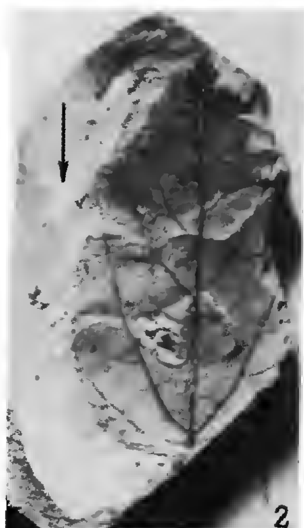
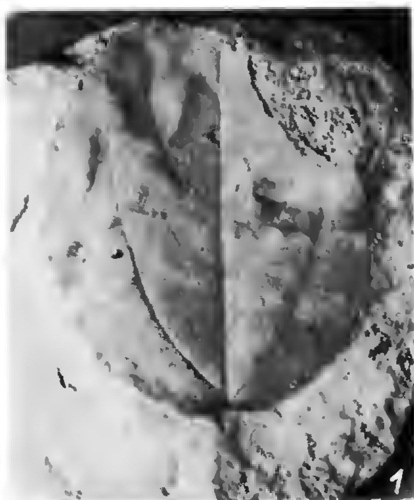


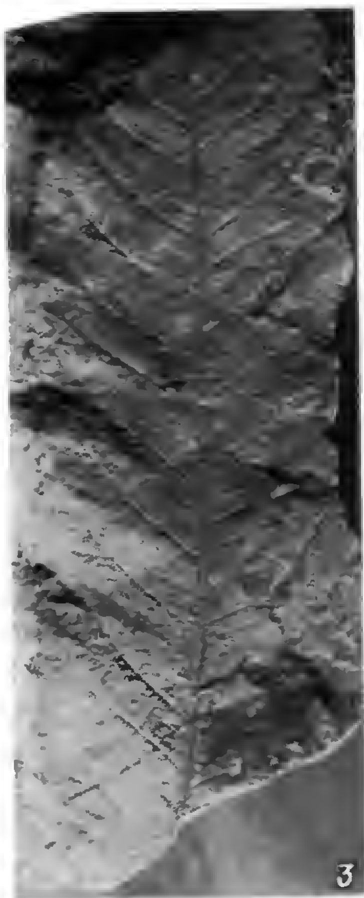




Таблица I.

1—4 — ***Populus*** **cf.** ***balsamoides***, кол. 9032: *1* — обр. 231, *2* — обр. 201, *3* — обр. 43, *4* — то же × 3.0.





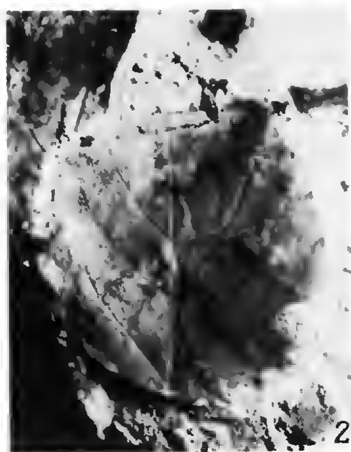


Таблица II.

1 — ***Populus suaveolenoides***, кол. 4130, обр. 171; *2* — ***Populus baikovskiae***, кол. 4130, обр. 169; *3* — ***Populus*** sp., кол. 9017-1, обр. 1.







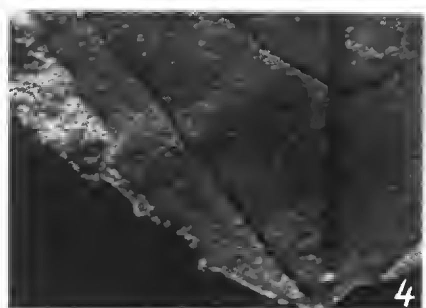
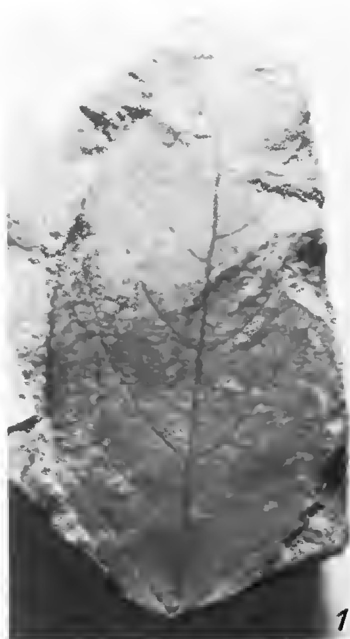
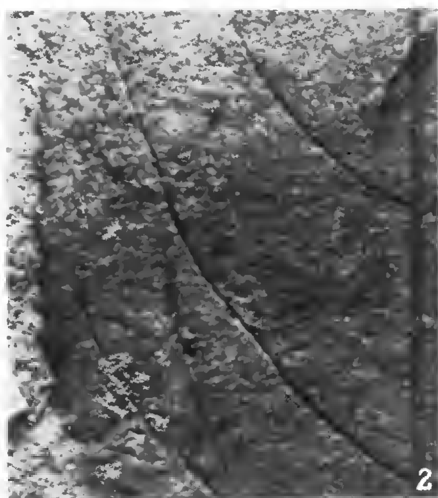


Таблица III.

1—4 — ***Populus palaeosimonii***, кол. 9017: *1* — обр. 640 (голотип), *2* — то же × 2.5, *3* — обр. 43, *4* — обр. 504 (фрагмент) × 2.5.







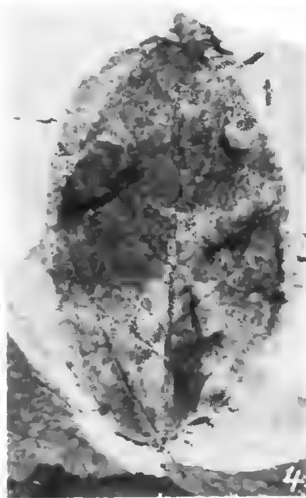


Таблица IV.

1—4 — ***Populus palaeosimonii***, кол. 9017: *1* — обр. 504, *2* — то же × 2.5, *3* — обр. 564; кол. 9032: *4* — обр. 261.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2001. VOL. 86. N 11) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2001. Т. 86. № 11) Стр.

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ!

В статьях после аннотации отдельной строкой следует приводить КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА с заголовком **«Ключевые слова»**, если статья на русском языке, или **«Key words»**, если статья написана на английском языке.

УВАЖАЕМЫЕ АВТОРЫ!

Редакция напоминает, что присылаемые иллюстрации должны отвечать следующим требованиям.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге: все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что́ приведено на оси абсцисс и что́ на оси ординат.

Глубокоуважаемые читатели!

Ученым, специалистам, преподавателям вузов, аспирантам и студентам великим подспорьем в труде всегда служили и будут служить научные статьи и книги. Помочь им, а также работникам библиотек правильно и оперативно ориентироваться в издательских проектах призван журнал "Научная книга", с 1998 г. выпускаемый четыре раза в год издательством "Наука".

Журнал "Научная книга":

– это достоверный источник информации о сегодняшнем дне российской науки;

– это оперативные и надежные сведения "из первых рук" о публикациях отечественных ученых и специалистов;

– это верный компас в море общеакадемических, региональных и институтских издательских проектов.

Журнал "Научная книга":

– это профессиональная трибуна издателей, полиграфистов, распространителей научной книги;

– это интересные, часто уникальные материалы из истории издательской деятельности как Российской академии наук, так и книгоиздания страны, а также по актуальным проблемам книговедения;

– это самые последние официальные материалы и нормативные документы, регламентирующие профессиональную деятельность российских издателей, полиграфистов, книгораспространителей.

Журнал "Научная книга":

– это увлекательный рассказ о рождении и жизни научной книги на всех этапах ее развития: от "чернильницы" автора до полки книжного магазина, библиотеки и до рук ученого, специалиста, любителя научной книги;

– это самая свежая информация о состоявшихся в стране и за рубежом книжных и полиграфических выставках, ярмарках, о презентациях новых интересных изданий;

– это своеобразная "путеводная звезда" в мире научной литературы для ученых, специалистов и всех книголюбов.

Журнал можно выписать по Объединенному каталогу "Пресса России", т. 1, индекс 26099. Возможно также оформление подписки непосредственно в издательстве "Наука", тел. (095) 334-74-50.

Отдельные номера журнала можно приобрести в фирме "Наука-Инициатива", тел. (095) 334-98-59, а также в редакции (117997, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 90, к. 327, тел./факс (095) 334-75-21).